

T H E S E S

présentées
à la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier
pour obtenir
le grade de DOCTEUR ès Sciences Naturelles
par

Pierre ALAUSE

Médecin du Service de Santé des Troupes de Marine

1^{ère} THESE :

Contribution

à l'ÉCOLOGIE des PLANAIRE
s d'eaux courantes :

- Observations en Languedoc Méditerranéen .***
- Le facteur Acidité Carbonique .***

2^{ème} THESE : ***Propositions données par la Faculté***

TOME I : EXPOSÉ

Soutenues le 28 Mars 1968 devant la Commission d'Examen.

M ^{le} O. TUZET,	Président
M. Ch. BENEZECH,	} Examineurs
M. H. HARANT,	
M. R. LEGENDRE,	



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551917_0024

T H E S E S

présentées

à la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier

pour obtenir

le grade de DOCTEUR ès Sciences Naturelles

par

Pierre ALAUSE

Médecin du Service de Santé des Troupes de Marine

1^{ère} THESE :

Contribution

à I'ÉCOLOGIE des PLANAIREs
d'eaux courantes :

- Observations en Languedoc Méditerranéen.**
- Le facteur Acidité Carbonique.**

2^{ème} THESE : ***Propositions données par la Faculté***

TOME I : EXPOSÉ

Soutenues le 28 Mars 1968 devant la Commission d'Examen.

M^{le} O. TUZET,

Président

M. Ch. BENEZECH,

M. H. HARANT,

M. R. LEGENDRE,

}
Examineurs

THESE

PROPOSITION

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

PAR

LE DOCTEUR EN MÉDECINE

ET

CHIRURGIEN

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE



DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

CONTRIBUTION A L'ECOLOGIE
DES PLANAIREES D'EAUX COURANTES :

- Observations en LANGUEDOC méditerranéen.
- Le facteur ACIDITE CARBONIQUE.

*

T O M E I : EXPOSE

*

Sommaire p. 4 - T. I

Summary p. 137 - T. II

FACULTE DES SCIENCES

LISTE DES PROFESSEURS

DOYEN : A. CASADEVALL

Assesseurs : Ch. SAUVAGE
P. DUMONTET

Doyen honoraire : P. MATHIAS

<u>Professeurs honoraires</u> : R. JACQUES	J. SOULA
M. CASTERAS	G. DENIZOT
E. CARRIERE	J. GRANIER
E. TURRIERE	Ch. BOUHET

Professeurs titulaires :

M.	M. MOUSSERON		Chimie Organique
M.	L. EMBERGER		Botanique
M.	J.P. ROIG		Physique
M.	P. CHATELAIN		Minéralogie et Cristallographie
Melle	O. TUZET		Zoologie
Melle	G. CAUQUIL		Chimie Organique
M.	G. COUCHET		Mécanique Supérieure
M.	J. SALVINIEN		Chimie-Physique
Melle	A.M. VERGNOUX		Physique
M.	J. AVIAS		Géologie
M.	P. VIELES		Chimie
M.	RABINOVITCH		Physique (C.S.U. P.)
M.	E. KAHANE		Chimie Biologique
M.	J.J. MOREAU		Mécanique Rationnelle
M.	B. CHARLES		Mathématiques Pures
M.	J. MOTTE		Biologie Végétale
M.	R. JOUTY		Physique
M.	P. DUMONTET		Physique
M.	R. LEGENDRE		Zoologie
M.	I. ASSENMACHER		Physiologie Animale
M.	A. CASADEVALL		Chimie Organique
M.	B. PISTOULET		Physique
M.	Ch. ROUMIEU		Analyse Supérieure
M.	J. ROBIN		Physique
M.	A. POTIER		Acides Minéraux
M.	R. LAFONT		Physique
M.	R. JACQUIER		Chimie
M.	J. FALGUEIRETTES		Minéralogie
M.	J. REGNIER		Chimie
Mme	J. CHARLES		Mathématiques
M.	P. CAILLON		Physique
M.	J. ROUZAUD		Chimie
M.	Ch. SAUVAGE		Botanique

M.	H. CHRISTOL		Chimie (E.N.S.I.)
Mme	G. VERNET		Biologie Animale
M.	L. CECCHI		Physique
M.	H. ANDRIILLAT		Astronomie
M.	M. SAVELLI		Physique

Professeurs sans chaire :

Mme	M.L. de POUQUES		Botanique (C.S.U. P.)
M.	P. MURAOUR		Géophysique Appliquée
Mme	M. LAFON		Mathématiques
M.	M. MATTAUER		Géologie
M.	G. TOURNE		Chimie
M.	L. EUZET		Zoologie (C.S.U. P.)
M.	J. REMY		Géologie
M.	P. DEMANGEON		Géologie
M.	A. BONNET		Botanique
M.	C. DELOUPY		Physique
Mme	S. ROBIN		Physique
M.	L. GRAMBAST		Botanique
M.	J.P. LAFON		Mathématiques
Mme	Ch. DUBOUL-RAZAVET		Géologie (C.S.U. P.)
M.	E. GROUBERT		Physique
Mme	H. GUASTALLA		Biologie Physico-Chimique
M.	G. LAMATY		Chimie
M.	F. PROUST		Géologie
Melle	A. BAILLETTE		Mathématiques (C.S.U. P.)

Maître de Conférences :

M.	R. GAUFRES		Chimie
M.	A. BASSOMPIERRE		Physique
M.	R. MARTY		Psycho-Physiologie
M.	M. MAURIN		Chimie
M.	J.J. SOULIER		Chimie (C.S.U. P.)
M.	J. PARIS		Zoologie
M.	P. MOLINO		Mathématiques
M.	N. ROBY		Mathématiques
Mme	PARIS-PIREYRE		Physiologie végétale
M.	G. BOUGNOT		Physique
M.	Y. GUI TTON		Physiologie Végétale (C.S.U. P.)
M.	F. BOMBRE		Physique (C.S.U. P.)
M.	C. PUISSEUR		Biologie Animale (C.S.U. P.)
M.	P. VIALLET		Chimie (C.S.U. P.)
M.	L. THALER		Géologie
M.	J. LEGRAND		Physiologie Animale
M.	M. ROUZEYRE		Physique
M.	P. SABATIER		Mathématiques

Chargés d'Enseignement :

M.	M. LEFRANC		Mathématiques
M.	A. STURER		Mathématiques
M.	Ch. CASTAING		Mathématiques (C.S.U. P.)
M.	Cl. BENZAKEN		Mathématiques
Melle	Ch. BARBANCE		Mathématiques (C.S.U. P.)

Secrétaire Principal :

E. SIAU

Je désire exprimer ici ma reconnaissance à :

Mademoiselle O. TUZET

Professeur à la Faculté des Sciences de MONTPELLIER

qui m'enseigna la Zoologie, et, en m'assistant de ses conseils, en m'accordant sa confiance et l'asile de son Laboratoire, m'a permis de mener à son terme ce travail.

Avec elle, je remercie Messieurs les membres du Jury :

Monsieur Ch. BENEZECH Doyen de la Faculté de Médecine

Monsieur R. LEGENDRE Professeur à la Faculté des Sciences

Monsieur H. HARANT Professeur à la Faculté de Médecine

pour avoir bien voulu consacrer leur temps et leur attention à la critique de cette Thèse.

Pour ceux enfin qui ont participé à sa réalisation :

Mesdames, Mesdemoiselles, Messieurs, BLANCHET, E. ZUCKERKANDL, R. FICHET, M. BOISSEAU, E. ROCCO, J. BOUQUET, R. FONTANA, J. MOLINIE avec son équipe "Duplication" de la Faculté des Sciences de MONTPELLIER, et tant d'autres que je ne puis nommer.

A tous MERCI.

Contribution à l'Ecologie des Planaires d'eaux courantes :
observations en Languedoc méditerranéen - le facteur Acidité Carbonique

T A B L E des M A T I E R E S

Tome I : EXPOSE

INTRODUCTION

P	* C	C/ n		pages
0	0	1	- l'hypothèse de travail	2
0	0	2	- SOMMAIRE. **	4
0	0	3	- matières et limites de l'exposé : Planaires - Cours d'eaux - Facteurs.	10
 <u>PREMIERE PARTIE : ECOLOGIE GENERALE</u> 				
I - <u>DISTRIBUTION faunistique et biologique</u>				
1	1	1	- ... selon l'altitude (et la latitude).	21
1	1	2	... selon l'hydrographie.	24
1	1	3	... selon l'hydrogéologie.	27
1	1	4	- variations annuelles et saisonnières.	41
 II - <u>le facteur TEMPERATURE.</u>				
1	2	1	- analyse graphique : diagrammes climatiques.	51
1	2	2	- expérimentation.	63
1	2	3	- observations dernières et conclusions.	72

* P : partie - C : chapitre - C/_n : sous-chapitre -

** ... en Anglais, in Annexe XXII, p. 137, T. II -

b.

			III - <u>le facteur COURANT</u>	P.
1	3	1	- quelques aspects de la rhéophilie des Planaires.	82
1	3	2	- l'hypothèse d'un mécanisme neurotrope.	87
1	3	3	- l'hypothèse d'un mécanisme dermatrope.	93
			Conclusions.	
			IV - <u>le facteur OXYGENE dissous</u>	107
1	4	1	- point de vue hydrologique : les concentrations en oxygène des eaux.	109
1	4	2	- point de vue biologique : l'oxygénation des Planaires.	115
1	4	3	- dernières considérations et conclusions.	119
			CONCLUSIONS de la première Partie.	123
			<u>DEUXIEME PARTIE : LE GRADIENT CARBONIQUE</u>	
			I - <u>DOSAGE du CO₂ dissous</u>	129
2	1	1	- inconvénients de l'acidimétrie en retour.	130
2	1	2	- principes de la méthode (mixte) proposée : acidimétrique et graphique.	133
2	1	3	- appareillage et réactifs.	135
2	1	4	- pratique de la méthode.	143
2	1	5	- discussion et conclusions.	148
			II - <u>la NOTION de Gradient Carbonique</u>	151
2	2	1	- cycle pédo-hydrologique du CO ₂ .	153
2	2	2	- gradient carbonique expérimental : effets de l'aération.	158
2	2	3	- influence de la température sur le gradient carbonique expérimental.	166

				p.
			III - <u>les ELEMENTS CONSTITUTIFS du G. C.</u>	175
2	3	1	- les carbonates alcalino-terreux et l'équilibre acido-basique.	177
2	3	2	- les colloïdes minéraux et l'infléchissement des échanges ioniques.	183
2	3	3	- les oligo-éléments métalliques et la nécessité vitale de leur mobilisation.	193
			IV - <u>Aspects HYDROLOGIQUES du G. C.</u>	205
2	4	1	- principes de représentation graphique.	207
2	4	2	- le gradient hydrochimique (variation dans l'espace).	211
2	4	3	- variation dans le temps du gradient hydro-chimique.	228
			V - <u>Aspects PEDOLOGIQUES du G. C. -</u> <u>SYNTHESE et GENERALISATION</u>	237
2	5	1	- la variation pédologique dans l'espace.	240
2	5	2	- fluctuations saisonnières et climatiques.	248
2	5	3	- le gradient hydro-pédologique : Synthèse et Zonation.	252
2	5	4	- généralisation.	256
			VI - <u>GRADIENTS Carboniques et Ecologie.</u>	269
2	6	1	- G. C. et flore aquatique.	275
2	6	2	- G. C. et Planaires : (gradients principaux et gradients secondaires).	285
			VII - <u>MICROBIOTOPES et MICROGRADIENTS</u>	303
2	7	1	- <u>P. felina</u> à la station III de la Buèges, (... et dans quelques autres).	309
2	7	2	- <u>D. gonocephala</u> à la station "Deux-Ponts" de la Vis, (... et ailleurs).	316
2	7	3	- <u>D. subtentaculata</u> (et autres Planaires d'aval) à la station IV de l'Hérault. <u>BILAN de la seconde partie</u>	324 338

			TROISIEME PARTIE : EXPERIMENTATION	P.
			=====	
			I - <u>PRINCIPES et METHODES d'expérimentation</u>	343
3	1	1	- Inventaire des questions posées.	344
3	1	2	- Procédés et dispositifs utilisés.	346
3	1	3	- Conduite et résultats des élevages.	359
			II - <u>EFFETS PHYSIOLOGIQUES du G. C.</u>	361
3	2	1	- Chimiotropisme dans le G. C.	362
3	2	2	- Activité et géotaxie dans le G. C.	381
3	2	3	- Respiration et métabolisme dans le G. C.	391
			- CONCLUSIONS...	399
			III - <u>EFFETS BIOLOGIQUES (directs) du G. C.</u>	403
3	3	1	- Mortalité dans le G. C. et résistance aux "stress".	404
3	3	2	- Vitalité dans le G. C. : croissance et maturation génitale.	426
3	3	3	- La toxicité du CO ₂ libre.	454
			- BILAN des effets directs du G.C.	478
			IV - <u>EFFETS ECOLOGIQUES (indirects) du G. C.</u>	483
3	4	1	- Alimentation des Planaires et microflore benthique.	485
3	4	2	- Microflore benthique et G. C.	495
3	4	3	- Absence d'un conditionnement alimentaire effectif en relation avec le G. C.	515
			- CONCLUSION...	532
			C O D A	
			=====	
				537
	1		- Inventaire (des questions traitées).	540
	2		- Bilan (de l'écologie des Planaires).	543
	3		- Hypothèses (sur les mécanismes d'action du G. C.)	547

Contribution à l'Ecologie des Planaires d'eaux courantes :
observations en Languedoc méditerranéen - le facteur Acidité Carbonique.

T A B L E des M A T I E R E S

Tome II : PLANCHES et ANNEXES

		FIGURES et TABLEAUX	p.
f.	1	- Zone d'observation en Languedoc méditerranéen.	3
f.	2	- Variation climatique à partir des sources, et distribution des Planaires.	5
f.	3	- Carte géologique et hydro-géologique des bassins de l'Hérault et du Vidourle.	7
t.	4	- Variation hydrochimique de la Vis-Buèges dans leurs parcours hypogée (prouvé et supposé).	9
f.	5	- Distribution des Planaires dans un cours hydro-géologique : la Vis-Buèges.	11
f.	6	- Diagrammes climatiques des biotopes et activité biologique de différentes Planaires dans différentes rivières, aux diverses saisons.	13
f.	7	- Diagramme climatique du biotope de <u>D. gonocephala</u> et activité biologique en fonction de la température.	15
f.	8	- Courant et flore aquatique.	17
f.	9	a. - ... Courbe expérimentale $\log/\text{CO}_2 = f(\text{pH})$ et	
f.		b. ... détermination graphique de $/\text{CO}_2/$.	19
f.	10	- Appareillage pour la détermination de $/\text{CO}_2/$.	21
f.	11	a. - ... Gradient carbonique expérimental.	
f.		b. ... Chlorose saisonnière (<u>Eucalyptus globulus</u>).	23
f.	12	a. - Gradient carbonique de la Buèges : ... saison froide.	
f.		b. " " " " " : ... saison chaude.	25

f.	13	- Gradient carbonique du Verdus.	27
f.	14	- Gradient carbonique du Lez.	29
f.	15	- Crue de la Buèges.	31
f.	16	- Aval de l'Hérault et Sources riveraines.	33
	17	- Influence des terrains traversés sur la composition initiale du G. C. :	
t.	a.	... sources secondaires du Lez et de la Buèges.	35
t.	b.	... Verdus : perte et résurgence.	
	18	- Microgradient carbonique de la station IV de la Buèges :	
f.	a.	... schéma des lieux.	37
t.	b.	... biocoenose et hydrologie 61.	
f.	19	- Galets-témoins du gradient carbonique.	39
t.	20	- Coïncidences dans les eaux courantes entre le milieu hydrologique et la biocoenose.	41
	21	- Microbiotope de la station III de la Buèges :	
f.	a.	... schéma des lieux.	43
t.	b.	... hydrologie 61-62.	
	22	- Microbiotope de la station : "Deux-Ponts" de la Vis :	
f.	a.	... schéma des lieux.	45
t.	b.	... biocoenose et hydrologie 61.	
	23	- Microbiotope de la station IV de l'Hérault :	
f.	a.	... schéma des lieux.	47
t.	b.	... biocoenose et hydrologie 61.	
t.	c.	... hydrologie du rapide (résurgence).	
f.	24	- Dispositif expérimental pour l'étude du Tropisme.	49
t.	25	a. - Tropisme dans le G. C. : ... expérimentation <u>23.11.63</u>	51
t.	b.	... " <u>30.09.63</u>	53
t.	c.	... " <u>19.11.63</u>	55
	26	- Comportement sensitivo-moteur dans le G. C. : (exp. <u>10.09.63</u>)	
t.	a.	... excitabilité - activité.	
t.	b.	... plafonnement (géotaxie négative).	57

	27	- Métabolisme dans le G. C. :	
t.	a.	... expérience <u>24.08.62</u>	60
t.	b.	... expérience <u>25.10.63</u>	59
t.	28	- Mortalité dans le G. C. (exp. <u>12.09.62</u>)	61
	29	- Dégressivité de la Microflore dans le G. C. :	
f.	a.	... expérience <u>09.09.63</u> : <u>Phormidium</u> sp.	
f.	b.	... expérience <u>01.06.63</u> : <u>Aneura pinguis</u> L.	63

	<u>ANNEXES</u>	P.
I	- Dosage du CO ₂ libre dissous par acidimétrie en retour (abrégé).	67
II	- Résultats comparés de différentes méthodes de détermination du CO ₂ libre.	69
III	- Variation du pH et des droites étalons en fonction de la température.	73
IV	- Eaux de très faible salinité.	75
V	- Variation de /CO ₂ / dans une eau "incrustante" au cours du stockage.	77
VI	- Relation entre TAC, dpH et /CO ₂ / ; Signification du dpH.	79
VII	- Summary : acidimetric and graphic method for the determination of CO ₂ .	83
VIII	- Relation entre les conditions météorologiques et le CO ₂ des eaux à l'émergence.	87
IX	- L'équilibre CO ₂ - CO ₃ Ca (d'après Franquin et Marécaux)	93
X	- Solubilité du Fer dans les eaux naturelles (d'après Schoeller).	99
XI	- Nomenclature et identification des Stations-témoins dans les quatre cours d'eaux : Buèges, Hérault, Lez, Verdus.	105

h.

		P.
XII	- Le micro G. C. de la station VI de la Buèges (journal)	111
XIII	- Activité et plafonnement des Planaires dans le G. C. :	
	a/ extraits du journal d'expérimentation <u>10.09.63</u>	117
	b/ extraits du journal d'expérimentation <u>14.12.62</u>	123
XIV	- Différenciation dans le G. C. de la maturation génitale (contrôle histologique de l'élevage <u>12.12.62</u>).	125
XV	- Différences de comportement alimentaire en élevage (exp. <u>10.09.63</u>).	131
XVI	- Index récapitulatif des expériences citées.	133
XVII	- Sommaire en Anglais.	137
XVIII	- Bibliographie : auteurs cités et consultés.	145

FIGURES et TABLEAUX Annexes

N°

t.	I		- Résultats comparés de plusieurs méthodes pour la détermination de $/CO_2/$.	165
t.	II	a.	- ... Relation entre température et pH pour une eau naturelle.	
t.		b.	- ... Variation des droites étalons selon la température.	167
t.	III		- Influence des faibles salinités (essais du <u>2-3.10.63</u>)	169
t.	IV		- Variation de $/CO_2/$ au cours du stockage d'une eau incrustante.	
t.	V		- Relations entre le TAC, le dpH et $/CO_2/$.	
f.	VI		- Relation entre $/\Sigma CO_2/$ d'une source à l'émergence et le climat de son bassin d'alimentation.	171
f.	VII	a.	- ... Diagramme de Franquin et Marécaux.	
f.		b.	- ... Variation d'une eau naturelle.	173
	VIII		- Diagrammes de Schoeller :	
f.		a.	- ... teneurs en $< Fe^{++} >$ suivant l'alcalinité et le pH.	175
f.		b.	- ... teneurs en $< Fe^{++} >$ selon le potentiel redox et le pH.	

f.	IX	a.	- Stations de l'Hérault : ... cartographie.	177
t.		b.	... Planaires et Hydrologie.	
f.	X		- Station VI de la Buèges : hiver-été 61 (graphique).	179

I N T R O D U C T I O N

I - ... où l'on envisage l'éventualité d'une influence
écologique sur les Planaires du gradient carbonique
dégressif d'aération des eaux courantes.

II - Sommaire.

III - Matière scientifique et limites de notre étude :

- 1) Planaires observées
 - 2) Région et Cours d'eaux prospectés
 - 3) Facteurs écologiques évoqués
-

I - L'HYPOTHESE DE TRAVAIL

Si l'on veut bien nous permettre de commencer sur un mode léger, nous dirons que le travail dont l'exposé va suivre est la conséquence d'une erreur, que nous avons amorcé cette étude parce qu'ignorant des découvertes de nos prédécesseurs en la matière. Lorsque plus tard nous vint la conscience en même temps que l'information, nous étions déjà trop engagé et compromis à nos propres yeux, il ne nous restait plus qu'à poursuivre, la mort dans l'âme, ce qui fut.

Mais de tels errements au départ ne sont-ils pas le lot commun des chercheurs ? Et tel qui poursuivait une chimère put atteindre cependant une authentique réalité, tel parti vers l'Ouest en quête des Indes y fit rencontre de vrais Indiens, d'Amérique. Que le lecteur et l'avenir donc soient juges des fruits, avant que de l'intention première.

Nous étions sorti certain jour observer les Planaires "au gîte" : en l'occurrence un ruisselet, le Verdus, caché au fond d'une reculée, le Bout du Monde, à proximité du village de Saint-Guilhem-le-Désert dans le département de l'Hérault. Paysage de Languedoc, tout en falaises aux tons blancs, gris-bleus et rouilles : pins laricios, yeuses, oliviers et lauriers-tins parsèment la roche calcaire nue, aveuglante au soleil méditerranéen ; une ruine médiévale au loin se confond avec une crête sauvage ; prés couchés au creux de la combe, cloche hésitante des chèvres sous les châtaigniers, et l'ombre d'un comte de Charlemagne venu autrefois enterrer son épée "down by the Riverside" ... et prier "au désert" ^{*} ...

* MARRES et coll. (1953) p. 53 - et YOURCENAR (1964) p. 117.

Pour le naturaliste, six cents mètres d'eau courante : elle jaillit du pied de la falaise et se perd bientôt à nouveau sous le sol avide, criblé comme une éponge ; deux espèces de Planaires, Polycelis felina et Dugesia gonocephala, avec leur distribution si caractéristique : Polycelis à la source, qui disparaît soudain du ruisseau après quelques dizaines de mètres, et Dugesia décalée vers l'aval, brusquement abondante à son tour et tout aussi brusquement absente, en quelques mètres. C'était au printemps, il n'y avait pas pour l'eau deux degrés de différence entre la température de l'émergence et celle de sa perte en fin de parcours ; nous étions d'ailleurs ignorant du schéma de WOIGT sur l'étagement des Planaires, et de son explication par le facteur climatique. Pourquoi alors l'exubérance de vie ici, et non plus là ? Une modification chimique de l'eau résultant de son contact avec l'air ? Telle fut notre hypothèse première.

A la source effectivement, les calcaires du fond du lit apparaissaient rongés et âpres au toucher : "agressés", par une eau que nous savions naître du sol plus riche qu'en aval de gaz carbonique ; touffes d'Hépatiques et de Mousses noyées, Algues épilithiques florissantes bleues, vertes, et rouges : polychromie chatoyante du fond, et l'eau limpide comme des larmes...

Et puis, mètre après mètre, cette physionomie s'estompera : les Hépatiques se réfugient sur les rives, puis les Mousses ; la polychromie due aux Algues laisse la place à une monochromie rouille, bientôt de plus en plus terne et blanchâtre des roches, non plus érodées maintenant mais encroûtées de fines granulations miliaires : le tuf devient envahissant ; maigres Graminées, Mousses anémiques et pétrifiées ; disparaissent les Planaires, Bithynies et Théodoxies, les Gammarés et les Ancyloles ... le minéral a évincé le vivant. Le Verdus n'a plus qu'à s'enfouir "in pulverem" dont l'eau a perdu son éclat comme vieillesse déjà.

Dans cette évolution spectaculaire, la variation hydrochimique avait un rôle, à n'en pas douter de premier plan. Quelle relation pouvait-il exister entre l'appauvrissement carbonique, supposé en être l'âme, et l'écologie des Planaires d'eau courante ? Tel est le problème que nous nous sommes posé, que nous avons tenté de résoudre, ce dont l'étude qui va suivre retracera les diverses étapes.

II - SOMMAIRE*

Première partie

Avant d'aborder le problème proprement dit qui vient d'être posé des rapports susceptibles d'exister dans les eaux courantes entre gradients carboniques et Planaires, il nous fallait faire le point des connaissances acquises quant à l'habitat de cette faune, dénombrer et étudier les principaux facteurs déjà connus pour la conditionner et donc capables d'interférer avec le CO_2 (s'il intervient), dans la nature aussi bien qu'au laboratoire. Un rapide inventaire, une connaissance purement livresque auraient été ici insuffisants. C'est "sur le terrain", dans notre région, pour les espèces évoquées etc... qu'il nous fallait vérifier les grandes lois qui régissent les Planaires "en situation" ; cela pour être à même de faire la part de chacun des facteurs dans les phénomènes observés, d'en tenir compte dans la conduite de l'expérimentation, de préciser enfin la place éventuelle relative du CO_2 dans le "concert écologique"...

Cette revue, régionalisée et personnalisée, de la distribution des Planaires et des principaux facteurs qui l'influencent, constitue le fond de notre première partie :

* Annexe XVII : Summary, in tome II : p. 137.

1 - DISTRIBUTION en Languedoc Méditerranéen de quelques espèces largement répandues dans les eaux courantes : aspects faunistique, biologique et démographique selon l'altitude, selon l'hydrographie et l'hydrogéologie, enfin selon les saisons... Qui suggère le rôle déterminant du climat dans cette distribution multiforme.

2 - Par l'observation, l'analyse et l'expérimentation, nous démontrons pour un premier facteur, la TEMPERATURE, qu'il intervient par son niveau moyen (estival) bien plus que par l'amplitude de sa variation (ce qui contredit la théorie classique sténo-eurythermique).

3/4 - Analyse, expérimentation ou synthèse bibliographique précisent l'incidence sur les Planaires et le mécanisme d'action de deux autres facteurs, COURANT et teneurs en OXYGENE DISSOUS. Le courant agirait à la fois comme stimulant nervin et comme paramètre des échanges respiratoires percutanés ; quant à l'oxygène, son influence apparaît très seconde par rapport à la température et au courant, qui non seulement en conditionnent les taux de façon décisive mais encore savent les rendre satisfaisants ou non pour les besoins de l'animal.

- Au Total : importance respective décroissante de ces trois facteurs classiques : température, courant et - loin après eux - oxygène dissous, dans les conditions des eaux courantes. Nous pouvons aborder maintenant, sans risquer une erreur majeure d'interprétation, l'étude du nouveau facteur pressenti : le CO_2 dissous.

Seconde partie

Consacrée à l'Analyse détaillée du gradient d'acidité carbonique dans les eaux courantes (G. C.) et aux coïncidences écologiques observées, elle accrédi-tera notre hypothèse d'une relation entre G. C. et écologie :

1 - Première pierre d'achoppement = le problème technologique de la DETERMINATION des TENEURS en CO_2 libre dissous dans les eaux naturelles. Ce gaz en effet, "âme" de la variation hydrochimique, se présente par expérience quotidienne comme un "souffle" difficile à saisir, nous voulons dire : à mesurer. La solution proposée, une méthode mixte de dosage, acidimétrique et graphique, nous paraît satisfaire aux nécessités de la pratique écologique : rapidité (car la grande variabilité des teneurs exige de multiplier et répéter les prélèvements) et précision (indispensable car les concentrations habituelles en CO_2 sont faibles, comparées à celles des bicarbonates, colloïdes siliceux, souillures organiques diverses, etc... tous grands perturbateurs du dosage acidimétrique classique).

2/3 - Suivent des généralités sur l'origine et la DYNAMIQUE du CO_2 HYDROGEOLOGIQUE. La reconstitution expérimentale de l'appauvrissement carbonique observé dans la nature éclairera sur le mécanisme du G. C., ses éléments constitutifs, et les principaux facteurs qui l'influencent. Une synthèse bibliographique rassemble ensuite pour servir à notre problème quelques notions théoriques essentielles sur ces éléments constitutifs ; intrication - conséquences éventuelles pour la biologie...

4/5 - Analyse graphique et observation de plusieurs GRADIENTS dans les CONDITIONS NATURELLES : manifestations hydrochimiques et pédologiques, variations selon les terrains d'origine des sources, selon le débit et le profil des cours d'eau, selon la saison et le climat, etc... Qui s'achève par une tentative de synthèse, sous la dénomination univoque de gradient carbonique hydro-pédologique d'aération - Universalité dans le temps et dans l'espace de la notion de G. C. ; un cours d'eau comporte en particulier à côté du gradient principal (macro G. C.) d'innombrables gradients secondaires, infimes et le plus souvent latents (micro G. C.), dont le rôle en écologie se révélera capital.

6/7 - L'OBSERVATION ECOLOGIQUE maintenant autorise-t-elle à envisager un conditionnement de la flore aquatique et des Planaires par les gradients carboniques naturels ainsi définis ? Pour la première, la relation indiscutable permet d'utiliser cette flore comme symptôme révélateur d'une émergence latente d'eau hypogée. Quant aux Planaires, et sans que soit remis en cause le principe climatique de leur distribution, on remarquera dans le macrogradient des cours d'eau diverses coïncidences, dont celle habituelle entre une reproduction asexuée, une biologie étiquée comme "marginale", et les habitats les plus pauvres en CO₂ libre.

C'est surtout avec l'étude de trois stations, microbiotopes centrés par des micro G.C., que notre hypothèse initiale d'une possible influence écologique du CO₂ deviendra une forte présomption : les eaux hypogées naissantes (l'amont d'un G.C.) semblent bien constituer pour les Planaires par rapport à l'aval un point d'appel, plus favorable à leur physiologie, leur reproduction, leur survie, leur grand nombre, etc... Les multiples gradients secondaires d'un cours d'eau permettraient aux diverses espèces de concilier leurs besoins climatiques impératifs, et différenciés, avec ces besoins et bienfaits hydrochimiques.

Mais l'observation et l'analyse ne peuvent à elles-seules apporter aucune certitude, d'où une ...

Troisième partie

... EXPERIMENTALE, qui s'efforcera d'établir et de préciser l'influence absolue et relative sur l'écologie des Planaires du facteur "Gradient Carbonique" :

1 - Après une revue générale des PROCÉDES EXPERIMENTAUX utilisés et du schéma de nos élevages, ...

2 - ... l'étude des EFFETS PHYSIOLOGIQUES du G. C. montrera :

- a) qu'il est à l'origine d'un chimiotropisme ;
- b) que les eaux naissantes favorisent par leur richesse en CO_2 l'activité sensitivo-motrice : effet tonifiant, (et le plafonnement) ;
- c) qu'elles stimulent encore par rapport à l'aval les combustions respiratoires, c'est-à-dire le métabolisme.

3 - Mise en évidence pour le G. C. d'EFFETS BIOLOGIQUES, directs : Le bénéfice des eaux d'amont se manifeste aussi à plus longue échéance...

- a) la mortalité "dans l'épreuve" y apparaît moindre que dans les eaux aérées ;
- b) la croissance et la maturation sexuelle s'y trouveraient également favorisées, encore que notre expérimentation, plus difficile ici parce qu'elle dû être longtemps prolongée sans faillir un seul instant, soit moins décisive ; l'incertitude relative des résultats incombe pour une part certaine au manque de moyens matériels ;
- c) la constatation d'effets toxiques, avec une eau aérée puis réenrichie artificiellement en CO_2 , témoigne du rôle actif tenu par les autres éléments constitutifs du G. C. : l'absence des colloïdes minéraux normalement présents dans un gradient naturel explique sans doute ce paradoxe.

4 - EFFETS ECOLOGIQUES, indirects, du G. C. : - Preuve expérimentale du rôle positif joué à l'égard de la microflore benthique par le CO_2 libre et les oligo-éléments métalliques qui lui sont associés. On montrera ensuite que l'alimentation des Planaires repose pour l'essentiel sur cette microflore et non point des apports carnés aléatoires (gammare par exemple) - Ainsi se trouvent établis les chaînons successifs d'une relation indirecte entre hydrochimie et Planaires, par le

biais de leur nourriture ; celle-ci disponible dans l'amont des G. C. en plus grande quantité et plus riche d'oligo-éléments indispensables que dans les eaux d'aval pourrait peut-être influencer l'écologie : l'implantation faunistique, le développement biologique, l'expansion démographique ... ?

La discussion conclura cependant à l'absence dans les eaux courantes d'un tel conditionnement indirect : celui-ci devant soit céder le pas à la propre action directe du G. C., soit encore pour se manifester dépendre surtout de facteurs autres (climat, sols). En un mot : connivence certaine, mais non pas influence.

Les Conclusions ...

1 - ... dégageront de ce travail les certitudes acquises, pour les Planaires mais aussi probablement d'autres groupes, quant à l'intervention dans le "concert écologique" des multiples gradients carboniques observables dans une eau courante : chimiotropisme, action bénéfique de l'hydrochimie d'Amont sur l'activité sensitive-motrice, le métabolisme, la résistance dans les stress de toutes sortes, et sans doute encore sur la croissance et la sexualisation, l'expansion démographique, etc ... toutes manifestations qui témoignent de l'INFLUENCE ABSOLUE d'un facteur hydrologique universellement répandu.

2 - RELATIVEMENT aux autres facteurs écologiques, cette influence des G. C. ne remet nullement en question le rôle primordial des conditions climatiques, mais tout au contraire le complète en intervenant à un plan différent : la température conserve vis-à-vis des Planaires la responsabilité première qui lui est reconnue dans la distribution à grande échelle, faunistique et biologique, tandis que les micro-localisations dépendraient, au moins autant que du facteur "courant" et bien plus que des teneurs en oxygène, de la présence d'affluents hypogées : micro-gradients d'acidité carbonique ... Etroite

conjonction par conséquent, intrication même, de l'hydrophysique et de l'hydrochimie en matière de biologie des eaux courantes.

3 - Pour ce qui est enfin des MECANISMES D'ACTION du G.C., si avec évidence ils nous sont apparus multiples et complexes (influence directe du CO_2 diffusible en équilibre avec CO_3Ca , avec les colloïdes minéraux ... ; influence indirecte sur la microflore de la pCO_2 et du fer ..., etc.), plus de questions encore se posent à leur sujet qu'il n'a été fourni de réponses, l'hypothèse tient plus de place que les faits établis : l'horizon de nos connaissances a donc reculé jusqu'à eux mais pas au-delà.

En Appendice ... (Tome II)

... un certain nombre de feuilles annexes traitent soit de problèmes collatéraux rencontrés en cours de route, soit d'observations ou d'expériences qui sans apporter d'éléments véritablement nouveaux explicitent ou confirment l'exposé, etc... La présence des uns ou des autres aurait alourdi un texte déjà surabondant sans ajouter à la démonstration ; on pourra de la sorte les consulter sans leur être asservi.

III - MATIERE SCIENTIFIQUE ET LIMITES DE CETTE ETUDE

(Planaires - Cours d'eau - Facteurs écologiques)

"Qui ne sut se borner ne sut jamais écrire"... Aussi commencerons nous par cela : marquer les limites de notre travail, de la matière scientifique étudiée, et par là de nos conclusions.

*

- 1^o) ... Trois espèces de PLANAIRES essentiellement ont retenu notre attention qui sont coutumières des eaux courantes, en même temps que de très large extension dans la région d'observation.

- Polycelis felina DALYELL, dans sa variété viganensis, déjà signalée par VANDEL dans la source du Lez et longuement étudiée par lui.*

- Dugesia gonocephala DUGES, sous la forme sexuée commune en Europe moyenne, ainsi que la race asexuée : D. subtentaculata DRAPARNAUD décrite dans de nombreux pays circum-méditerranéens.** Monsieur le Professeur BENAZZI de l'Université de Pise a bien voulu nous confirmer leur diagnose : qu'il trouve ici nos remerciements.

- Dugesia tigrina GIRARD enfin, sous sa seule forme asexuée, elle aussi déjà signalée dans notre région.***

Peut-être à l'occasion mentionnerons-nous Dugesia lugubris-polychroa (source du Lez, gorges de l'Hérault) ou Polycelis nigra (Mosson) : leur distribution moins large et surtout leur goût rien moins que limité pour les eaux "courantes" les plaçaient sur la marge de ce travail. Pour semblables raisons, Dendrocoelum lactum ou Planaria vitta en ont été exclus.

- 2°) ... Pour ce qui est de l'HABITAT de ces Planaires, nous distinguerons dans les cours d'eau, inégalement prospectés, deux catégories :

- Certains tout d'abord ont été de notre part l'objet d'une observation extensive, réduite à quelques sondages sur leur cours et dans le temps, sondages d'autant plus rares que ces eaux se trouvaient situées plus loin de nos bases. Tous s'inscrivent à l'intérieur d'un triangle renversé dont la base, supérieure, serait figurée par le croissant montagneux bordant au Sud-Est le Massif Central (depuis le

* (1921)

** BENAZZI (1955)

*** TUZET et PERRUGIA
(1957)

Mont Lozère à l'extrême Nord, jusqu'à la Montagne Noire près de Saint-Pons à l'Ouest), et dont la ville de Montpellier constituerait le sommet, inférieur et tourné vers la mer (Fig. 1).

Pourquoi, remarquera-t-on, une observation aussi nettement axée sur la région montagneuse ou demi-montagneuse ? Parce qu'il devient en vérité difficile de parler d'eaux courantes pour l'Hérault après qu'il ait débouché dans la plaine, ou bien encore quand Lez ou Mosson somnolent entre leurs rives à l'approche du littoral : il n'est ici de courant dans ces cours inférieurs qu'en période de hautes eaux, qui est aussi la mauvaise saison, morte-saison pour les Planaires. Ainsi le relief représentait pour nous la garantie d'une certaine mobilité du milieu aquatique.

- Au sein même de cette région d'observation extensive, coeur de la vieille province française du Bas-Languedoc, quatre cours d'eau ont été électivement l'objet d'une étude intensive, décamètre par décamètre, et mois après mois, durant trois ans (Fig. 3). Véritable laboratoire "aux champs", une série de stations étagées dans chacun et choisies pour leur représentativité était visitée de façon à peu près régulière, observée, sondée, analysée.

a) - Le VERDUS d'abord, déjà évoqué et de tous le plus petit, dernier affluent de l'Hérault avant le débouché de ce fleuve dans la plaine littorale. Ruisseau large d'un mètre ou moins encore, long de six cents avons-nous dit, et profond de quelques décimètres, tout en cascades de bout en bout. Sa source jaillit de l'horizon aquifère Bajocien-Aalénien de la base du Causse du Larzac, lequel domine à l'arrière plan ; son autre extrémité se perd sous un plancher perméable de brèche calcaire, graviers et travertin. Aucun affluent, mais au contraire un canal d'irrigation de moindre pente qui se sépare du ruisseau à 150 mètres de l'émergence. Pas d'ombrage végétal, seule l'ombre portée de la

montagne quand, surtout en hiver, le soleil s'abaisse sur l'horizon. Enfin une faune réduite d'Invertébrés : Physes, Théodoxies, Ancyles, larves d'Odonates etc...

Aujourd'hui, depuis quatre ans, un captage à la source alimente en eau le village ; mais ce que l'homme détourne à son profit l'est aux dépens de la faune et de la flore, aussi déjà notre observation se trouve-t-elle sans aucun doute remise en question.

b) - La BUEGES, autre affluent de l'Hérault, mais situé plus en amont et très semblable au Verdus à l'importance près : ses six kilomètres longent le pied de la montagne de la Séranne, bordure elle-même au Sud-Est du Causse du Larzac. Une source vauclusienne à l'origine, de débit relativement régulier, pour la région ; perte totale là encore en fin de parcours, avant le confluent avec l'Hérault, sous le tuf et les calcaires ; pour tout affluent, un ruisseau négligeable se jette à mi-course à Saint-Jean-de-Buèges. Pour deux à trois mètres de largeur, la profondeur ne dépasse pas un mètre ; moindre pente : moins de rapides et de cascades qu'au Verdus mais bien répartis cependant le long du cours et, au contraire de ce dernier ruisseau au lit exclusivement rocheux, rocs et graviers alternent ici à part égale avec l'argile (lias marneux). Ombrage végétal limité, surtout pour un ensoleillement méditerranéen. Une faune plus riche en Invertébrés, avec aussi quelques truites et écrevisses, rarissimes depuis que l'homme les traque ... La souillure était nulle dans le Verdus, on a dans la Buèges à mi-parcours celle d'un petit village d'une centaine d'âmes (Saint-Jean) : peu de choses par conséquent et jamais rien d'industriel. Certaine fois cependant, le minuscule affluent de Saint-Jean nous posa huit jours durant une question éprouvante : entre deux de ses stations très proches de la source et distantes entre elles de 50 mètres, la teneur en bicarbonates (TAC) ne montrait-elle pas une soudaine augmentation de plus de 10 % ? Nous trouvâmes dans l'entre-deux à une visite

ultérieure un gros tas de gravats, chaux et plâtres, jetés par quelque maçon et que l'eau, "agressive", dissolvait.

c) - Avec l'HERAULT, étudié maintenant non plus sur tout son parcours mais sur seulement 10 km (Fig. IX) et à quelques 60 km de sa source, nous trouvons un fleuve côtier plus important : large de 5 à 20 m, avec une profondeur variant de 0,50 à plusieurs mètres. La même succession qu'à la Buèges, plus espacée mais régulière, fait alterner plans calmes d'eaux profondes et zones rapides ou barrages. Pas d'argile ici : tout est roche calcaire et bancs de galets, granitiques, schistaux, basaltiques et autres, roulés depuis les Cévennes à chaque crue torrentielle qui, dans ces gorges étroites, surélève souvent le niveau de plusieurs mètres.

Dix kilomètres de rochers donc, surchauffés par le soleil en été, avec un ombrage très succinct. De très nombreuses petites sources riveraines échelonnées, mais aucun affluent digne de ce nom depuis la Vis ; sitôt après ce dernier confluent, l'agglomération de Ganges déverse bien sa souillure organique et industrielle, mais plus rien ensuite ne viendra troubler l'hydrochimie du fleuve pendant les 30 km qui séparent cette ville de la zone d'étude.

d) - le LEZ : naît "tout armé" lui aussi par une source vauclusienne, dont le débit varie de un à dix comme dans beaucoup de cours d'eau méditerranéens, débit amputé encore - inégalement selon les saisons - pour l'alimentation en eau de la ville de Montpellier. Mais ce petit fleuve côtier d'importance moindre que l'Hérault somnole presque tout de suite en plaine, enchâssé dans un lit argileux, à l'exception de son premier kilomètre où il court, d'un ou deux rapides et de barrages espacés de loin en loin (où nous avons choisi nos stations).

A part ces rares "vélléités" de mouvement, une eau profonde au courant imperceptible l'été, qui s'encombre alors de végétation aquatique, entre des rives encaissées, boisées et ombrées ; des cyprinidés hantent ces lieux calmes, contrastant avec les quelques truites des débuts du fleuve, qu'une société de pêche a récemment ensemencés avec succès. Notre étude ici s'est limitée aux six premiers kilomètres.

Au total donc, quatre cours d'eau fort différents, par le débit, la pente, le lit (calcaire, cristallin ou argileux) ... mais cependant soumis à un climat méditerranéen comparable pour n'être éloignés les uns des autres que de 30 km au plus, et possédant tous une teneur notable en calcaire : titre alcalimétrique compris entre 3 mé pour l'Hérault (issu pour une bonne part du massif primaire schisteux et cristallin de l'Aigoual) et 6 mé pour les sources adjacentes du Lez, eaux de lessivage de marnes et argiles calciques plus récentes.

Il sera fait mention plus accessoirement d'autres cours d'eau, de trois autres affluents de l'Hérault en particulier :

- la Vis, rivière caussenarde issue de l'Aigoual,
- le ruisseau de Lagamas, né dans le Trias de la base du Larzac, au long parcours solitaire à travers calcaires jurassiques et tertiaires ou limons quaternaires,
- la Lergue enfin, née du même Causse avec nombre de ses affluents, mais bientôt parcourant des kilomètres durant, et selon une pente assez rapide, la cuvette permo-triasique de Lodève. Dans la mesure même où les observations et analyses faites dans ces eaux confirmaient celles de nos quatre rivières, nous les avons passées sous silence.

- 30) ...

FACTEURS ECOLOGIQUES

L'écologie est simultanément synthèse et analyse : synthèse, qui considère un être vivant non point in abstracto (in vitro) mais sous l'angle des corrélations qui le lient à son environnement naturel; analyse aussi, quand elle dissèque cet environnement, tente de dénouer le complexe relationnel, en leurs composantes élémentaires.

Pour nous être voulu préoccupé d'une seule parmi ces composantes, nous avons mis des bornes à notre investigation, approfondi en deçà, exclu au-delà, mais non point toutefois enclos celle-ci de cloisons trop étanches qui eussent été en contradiction avec le principe même d'inter-relation.

Ainsi, bien que notre travail fût centré par le problème du CO_2 dissous dans les eaux courantes, nous n'avons pu faire l'économie d'une étude relativement détaillée de quelques autres variables hydrologiques, physiques ou chimiques. Deux raisons à cela, au moins. D'une part, le CO_2 ne figure qu'une voix particulière dans un concert vocal, pour être étroitement uni aux autres données physicochimiques de l'eau : la température par exemple influence sa solubilité, sa diffusion, son ionisation ... - le courant est synonyme de brassage, et d'accélération de cette diffusion - profondeur et débit de la rivière possèdent des effets inverses - les colloïdes minéraux, le calcium et le fer réalisent avec CO_2 un équilibre complexe, etc... D'autre part - comme nous l'avons dit plus haut - outre cette interdépendance hydrologique, le CO_2 s'il intervient dans l'écologie jouera sa partie conjointement là encore avec les mêmes données, agissant maintenant sur les Planaires comme facteurs.

- La connaissance exacte de ces facteurs ABIOTIQUES apparaît donc doublement nécessaire, et l'intelligence des mécanismes éventuels, des limites de leur intervention ; connaissance que nous

avons cru devoir être pratique, vérifiée par l'observation et l'expérience. Nous justifions ici le long préambule qui va suivre, à la fois inventaire et bilan personnel de l'action sur les Planaires des trois facteurs Température, Courant et Oxygène dissous.

D'autres facteurs abiotiques par contre, tel que l'insolation, dont l'influence ne nous est pas apparue déterminante, ont été délibérément ignorés.

Quant aux facteurs BIOTIQUES, l'étude en a été délaissée sauf le cas de la microflore. Un travail sur les associations animales par exemple ne nous aurait-il pas avec évidence distrait de par trop de nos perspectives de départ ? Et si d'aventure nous signalons la présence auprès des Planaires d'autres groupes zoologiques, ce sera moins pour envisager une inter-relation que pour suggérer l'existence de goûts écologiques communs en matière de facteurs abiotiques.

Restent les relations avec la flore aquatique : les Planaires en sont consommateurs, sinon directement du moins par "personne interposée", et le CO_2 lui-même doit conditionner de façon immédiate ou médiate la nutrition végétale, d'où la probabilité d'influences au second ou troisième degré, dans l'un ou l'autre sens. Un chapitre donc s'occupera de ces problèmes, limité néanmoins au point de vue égocentrique des Planaires, c'est-à-dire aux aspects utilitaires (alimentaires) éventuels, et de la microflore pour elles, et du gradient carbonique pour la microflore. L'éventualité d'une influence inverse en effet nous semblait pouvoir être écartée d'emblée parce que négligeable, au moins en ce qui concerne les conséquences sur la concentration du milieu de la consommation du CO_2 par les végétaux : les pertes en ce gaz par diffusion à l'atmosphère sont dans une eau courante relativement bien plus considérables.*

* On sait qu'il en serait tout autrement dans une eau immobile et profonde au peuplement végétal abondant : lacs, herbiers marins, etc...

... Par quoi s'achève notre présentation du cadre et des éléments de notre travail, après en avoir dit l'intention et la trame.

Il ne nous reste maintenant que d'en aborder l'exposé.

*

*

*

PREMIERE PARTIE : ECOLOGIE GENERALE

- Distribution de quelques Planaires d'eaux courantes
en Languedoc méditerranéen,
 - Facteurs écologiques déterminants.
-

CHAPITRE PREMIER

DISTRIBUTION FAUNISTIQUE ET BIOLOGIQUE

... dans l'ESPACE, des espèces et des modes de reproduction :

- 1) selon l'altitude (et la latitude)
- 2) selon l'hydrographie
- 3) selon l'hydrogéologie

... dans le TEMPS, du cycle biologique et démographique :

- 4) variations annuelles et saisonnières

Problème de l'unicité ou de la dualité du principe climatique déterminant ces divers aspects de la distribution.

Considérés dans l'espace et dans le temps, les différentes espèces et races de Planaires d'eaux courantes, leurs modes de reproduction, les divers aspects enfin que revêtent individus et populations ne se répartissent pas de façon uniforme. D'autre part, il se dégage des multiples observations des auteurs sur cette distribution à la fois faunistique, biologique, et démographique, un principe directeur que nous avons pu retrouver en Languedoc méditerranéen, comme nous allons l'exposer ici.

I - DISTRIBUTION SELON L'ALTITUDE (ET LA LATITUDE)
--

(Figure 1 et Carte de France I. G. N. au 1/200.000 : Feuilles "Avignon", "Carcassonne", "Montpellier", "Rodez").

Quoique limitées aux quatre Planaires de large extension et à la région qui ont été précisées au début de ce travail, nos observations rejoignent en tous points celles des auteurs classiques.*

* VANDEL (1928) ...

Ainsi Polycelis felina est trouvée à plus haute altitude que les trois autres ; nous l'avons identifiée avec la plus grande fréquence dans les sources et ruisselets des contreforts montagneux, culminant entre 500 et 1 500 m, qui bordent le quadrant Sud-Est du Massif Central. Citons par exemple, en suivant ces reliefs du Nord-Est au Sud-Ouest : ruisselets du Mont Lozère - petits affluents du Gardon près de Barre des Cévennes - versant Sud du Massif de l'Aigoual qui fournit à l'Hérault, la Vis et même hydrologiquement parlant la Buèges, le Lez et la Mosson - sources de la bordure Sud du Causse du Larzac, depuis le Verdus jusqu'au bassin de la Lergue (pas de l'Escalette) - ruisselets du bassin de Saint-Gervais, du Caroux et de l'Espinouze - Montagne Noire et Minervois (ruisseau du Briant) etc...

A plus basse altitude (100 à 300 m), au fond des vallées encaissées, Dugesia gonocephala, suivie d'assez près d'ailleurs par D. subtentaculata, passe au premier plan en fréquence et en nombre, aussi bien dans les sources riveraines que dans les cours supérieurs des rivières : Arre, Hérault, Vis, Buèges, Lergue, Orb, etc...

Dans la plaine enfin, au voisinage de 100 m et au-dessous, ce sont Dugesia tigrina et Dugesia subtentaculata, associées parfois à Dugesia lugubris (Hérault, Lergue) ou Polycelis nigra (Mosson)...., qui tiennent le devant de la scène : cours inférieurs des rivières et fleuves précités, Lez, Mosson, etc...

Ce survol régional, qui volontairement a exclu le détail pour accentuer les grandes lignes, nous montre donc une répartition des Planaires en trois groupes étagés grosso modo selon l'altitude :

- 1) P. felina en montagne, avec quelques échappées vers les avant-monts ;
- 2) D. gonocephala, dans les reliefs intermédiaires ;
- 3) D. subtentaculata et D. tigrina enfin, abondantes toutes deux dans la plaine littorale.

Cette disposition, des plus orthodoxes, ne nous paraît pas mériter de ce fait plus ample développement.

Nous noterons encore que le "groupe gonocephala", doublement représenté : par des individus sexués communément répandus en Europe moyenne, et par une race asexuée D. subtentaculata signalée par les auteurs en Europe méditerranéenne, possède aussi double distribution en altitude. Dans une perspective plus générale encore, si nous considérons maintenant au lieu des espèces les modes de reproduction, il apparaît que P. felina et D. gonocephala, toutes deux sexuées*, préfèrent la montagne, quant au contraire les deux autres Planaires, asexuées, à reproduction exclusivement fissipare, affectionnent la plaine.

En bref, nous avons trouvé en Languedoc méditerranéen la distribution la plus classique des espèces et des modes de reproduction en fonction de l'altitude, distribution elle-même calquée sur celle que l'on a pu observer en Europe selon la latitude.

La symétrie évidente d'ailleurs de ces deux répartitions a depuis longtemps imposé à l'esprit des chercheurs l'hypothèse d'un principe directeur unique, le climat, puisqu'aussi bien la zonation climatique des hémisphères, du pôle à l'équateur, se répète sur les reliefs, en première approximation et toutes proportions gardées, entre

* à la vérité, si l'étude histologique nous a montré pour P. felina une sexualisation d'apparence achevée, tant pour les ovules que pour les spermatozoïdes, à la source du Lez en particulier ou encore dans la Buèges au printemps vers l'aval de son biotope, nous n'avons par contre jamais identifié dans la nature le moindre cocon de cette espèce, ce qui était routine pour D. gonocephala. A certaines époques, et dans certaines populations notamment celles du Verdus ou plus encore de la source de Montpeyroux (voir plus loin), la reproduction par scission semblait évidente. Notre schéma ne vaut donc par conséquent que relativement aux deux Planaires de plaine, dépourvues de toute apparence de sexualisation.

sommet et piedmont. Les températures moyennes effectivement s'adoucissent de façon identique - à la rapidité de gradation près - depuis le culmen de l'Aigoual ou depuis Nancy jusqu'à la bonne ville de Montpellier, au fur et à mesure que l'altitude ou la latitude décroissent, que l'on s'écarte aussi davantage des influences atlantiques plus boréales contenues tant bien que mal par la ligne de crête des Cévennes (fig. 1).

Dans ces conditions, il semble qu'après d'autres auteurs l'on puisse considérer P. felina et D. gonocephala comme Planaires d'eaux tempérées froides (la seconde plus thermophile que la première), et D. subtentaculata avec D. tigrina comme des races de zone tempérée chaude. De même nous concluerons de nos observations que les températures les plus fraîches paraissent mieux convenir à un mode de reproduction sexué, au lieu que les plus chaudes à la fission.*

II - DISTRIBUTION HYDROGRAPHIQUE

Le schéma de VOIGT est bien connu qui décrit la succession des espèces dans un cours d'eau à partir de sa source ; nos observations ne l'ont pas trouvé en défaut. Ainsi P. felina, déjà décrite comme la plus montagnarde et la plus septentrionale, la plus exigeante en fraîcheur, sera dans notre région découverte au plus près des sources, et de leur climat hypogée "tamponné" du point de vue thermique. A l'extrême opposé D. subtentaculata et D. tigrina, communes aux basses altitudes (et latitudes) et accoutumées de climats tempérés plus chauds (méditerranéens), prolifèrent au plus loin des émergences dans l'aval des cours d'eau, soumis aux plus fortes variations de la température, tant nycthémérales que saisonnières. D. gonocephala occupe ici encore une position intermédiaire, plus proche cependant de P. felina que des deux dernières espèces.

* Cf. BRIEN, P. 1961 : gamétogénèse à 8°, bourgeonnement à 20° pour Hydra pirardi.

On retrouvera exprimée cette disposition typique sur le graphique ci-joint (fig. 2)^{*}, qui confronte dans nos trois rivières Verdu, Buèges et Lez : d'une part la distribution des espèces dans l'espace depuis la source (échelle métrique en abscisse), et d'autre part les variations thermiques de l'eau les plus extrêmes que nous avons pu relever en 2 ou 3 ans d'observation. Pour chaque secteur d'un cours d'eau, chacun des biotopes spécifiques, les deux courbes thermiques des maxima et minima définissent en quelque sorte un climat, illustrent les notions mêmes de sténothermie et d'eurythermie (cf. Buèges en particulier, fig. X).

Il va de soi que d'une année à l'autre nous avons observé des variations notables dans la chronologie et la quantité des précipitations atmosphériques, par suite aussi dans le débit des divers cours d'eau à une époque donnée ; rappelons encore qu'il s'agit ici de ruissellements méditerranéens, aux sautes d'humeur" brutales, nous voulons dire : sujets à changements dans ce débit pouvant aller parfois du simple au décuple. Malgré ce la distribution des espèces qui figure sur le graphique est demeurée étonnamment constante au cours de ces trois années, à quelques variations numériques près dans le peuplement des différentes stations.

Le même graphique signale ipso facto la distribution des modes de reproduction : sexué côté amont, "sténothermique", asexué côté aval, "eurythermique"^{**} ; distribution plus ou moins confondue avec celle des espèces, comme dans le précédent paragraphe.

* Voir aussi fig. X, 13 et 14.

** Cf. p. 23 (note). nos réserves au sujet de P. felina : sexualisation et reproduction sexuée ne s'identifient pas forcément pour cette espèce.

En définitive, on observe un parallélisme troublant des diverses séries faunistiques verticale et horizontales, ou si l'on préfère : selon l'altitude, la latitude et l'hydrographie. Ce parallélisme pose nous semble-t-il une double question d'importance : le même "principe climatique" qui nous a paru régir les deux premiers cas intervient-il également de façon fondamentale dans le cadre de l'hydrographie ? Et si oui - comme l'admettent la majorité des auteurs - y a-t-il unicité ou duplicité^{*} du mécanisme par lequel le climat conditionne ces trois aspects de la distribution géographique ?

Dans la première hypothèse, d'un mécanisme unique, pourquoi les qualificatifs de sténotherme et d'eurytherme appliqués aux Planaires, inadéquats puisqu'ils ne correspondent en rien aux conditions climatiques de la montagne et de la plaine, de Nancy et de Montpellier ? Et dans le cas contraire - qui semble rallier les suffrages - d'une théorie dualiste, nous nous sommes demandé si l'on n'avait pas conclu de façon abusive à une relation impérieuse de cause à effet pour avoir simplement constaté la coïncidence habituelle dans les cours d'eau de deux ordres de faits : d'une part des climats sans contestation possible sténo- ou eury-thermiques (nos courbes en font foi) et d'autre part, la présence conjointe de certaines espèces de Planaires ; celles-ci en réalité ne nécessitent peut-être qu'une partie et non la totalité des caractéristiques de tels climats.

Nous réserverons pour l'instant notre réponse à ces questions d'intérêt majeur, jusqu'à l'étude graphique et expérimentale du facteur "température". Il nous paraît utile cependant d'en préparer déjà les voies par l'analyse de la distribution biogéographique des Planaires dans trois de nos rivières, reconsidérées maintenant - au-delà de la conception "nominaliste" du géographe - du point de vue de l'hydrogéologue, habitué à envisager un flux d'eau de ses origines

* au sens premier du terme, encore que le second...

vraies et non point seulement apparentes jusqu'à ses fins réelles.^{*}
Nous croyons pouvoir par l'exposé qui va suivre jeter un pont entre la distribution selon l'altitude et celle selon l'éloignement des sources ; ce qui viendrait à l'appui de l'hypothèse d'un principe unique de distribution.

III - DISTRIBUTION HYDRO-GEOLOGIQUE (figure 3)

Pour son étude, un rappel préalable de la tectonique régionale nous paraît nécessaire.

Le socle ancien du Massif Central, particulièrement usé par l'érosion à la fin de l'ère primaire dans sa partie la plus voisine de l'actuelle ville de Montpellier, y a été transgressé par la mer secondaire. De ce "golfe des Causses" (le Larzac figurant le plus méridional d'entre eux) résulte aujourd'hui un vaste plateau sédimentaire de calcaires jurassiques compacts : morcelé par les cours d'eau qui le sillonnent, et entaillé jusqu'à sa base après sa surrection tertiaire, littéralement "décapé" même alors sur son bord Sud-Ouest par l'érosion (cuvette permo-triasique de Lodève). Un glacis de calcaires secondaires (petits causses et garrigues) garde le souvenir de l'ouverture de ce golfe sur la haute mer mésogéenne, et prolongé de part et d'autre, borde au Sud-Est le massif montagneux non transgressé ; ces reliefs eux-mêmes portent les noms de CEVENNES au Nord-Est (Mont Aigoual, Bougès, Mont Lozère) et de MONTAGNE NOIRE sensu lato au Sud-Ouest (Caroux, Espinouze, Sommail, Montagne Noire sensu stricto...).

* "Une (autre) conséquence de cette circulation si spéciale des eaux en pays calcaire est qu'il devient ILLUSOIRE d'y comparer des cours d'eaux en se basant sur leur seul bassin topographique ; il faut ici faire intervenir le bassin géologique" (MORET 1958 - p. 220).

L'orogénèse Pyrennéo-alpine de l'ère tertiaire a par contre-coup rajeuni l'ensemble précédent, opérant une sorte de mouvement de bascule qui a surélevé le croissant montagneux et le golfe des Causses, en même temps que s'approfondissaient relativement à eux la cuvette méditerranéenne et le glacis. Outre ses conséquences déjà mentionnées sur l'érosion, cette accentuation brutale du dénivelé, jouant au niveau de roches calcaires compétentes. s'est compliquée à leur niveau d'un réseau de failles extrêmement serré, sans oublier le volcanisme qui a griffé la région (fig. 3). Les failles ceignent donc le massif montagneux rendu abrupt sur sa face méditerranéenne, avec la même disposition générale que celui-ci : grosso modo celle d'un croissant Nord-Est - Sud-Ouest. Ainsi, par contraste avec le vaste plateau tabulaire monolithique ou presque des Causses, le glacis calcaire de piedmont apparaît littéralement fragmenté en une série de gradins par la conjonction de ce réseau et du dénivelé.

*

L'Hydrologie régionale porte évidemment la marque de cette structure géologique. Aux fortes précipitations nées de l'affrontement des masses d'air chaud venues de Méditerranée et des sommets froids, avant-postes des influences atlantiques, font suite d'innombrables cours d'eau. Leur régime en est volontiers torrentiel, encore que la montagne boisée et schisteuse constitue une masse de réserve assez constante, le "château d'eau" de la région (signification approchée du mot languedocien : Aigoual).

Avec les calcaires secondaires de piedmont commence l'aventure hydrologique : eaux de ruissellement et rivières disparaissent en tout ou partie dans ce sol fissuré, jusqu'à atteindre en profondeur un niveau de recueil peu perméable : marneux (callovo-oxfordien, lias marneux) ou schisteux. Tantôt entonnoirs de perte et tantôt exutoires,

parfois l'un et l'autre alternativement, les failles établissent la communication entre les réseaux hydrologiques hypogée et épigée ; en surface comme en profondeur elles constituent également pour peu qu'elles coïncident avec la pente des itinéraires privilégiés. Les échanges n'ont de cesse entre niveaux différents, car l'eau toujours sollicitée par la gravité de s'enfoncer au plus profond est tentée en sens inverse par la facilité plus grande d'un parcours épigée, que rend possible périodiquement la disposition en gradins. Trois chiffres peuvent donner une idée de la pente extrêmement marquée de cet "escalier" : le Tithonique, qui plafonne vers 700-800 m au Larzac et à la montagne de la Séranne, n'a plus à 10 km de là sur les petits causses centrés par Saint-Martin-de-Londres qu'une altitude moyenne de 300 m ; encore 20 ou 30 km en direction de la mer, et il n'atteint plus qu'une centaine de mètres sur la ligne Sète-Montpellier ; au total une dénivellation tectonique de plus de 600 m en une trentaine de kilomètres.

Pour nous résumer : failles et dénivelé d'une part, calcaires fissurés de grande perméabilité et niveaux de recueil plus ou moins argileux d'autre part, constituent les clefs de l'hydrologie régionale.

*

Voyons maintenant en quoi nos rivières-témoins sont concernées par ces notions générales d'hydro-géologie, et le nouvel éclairage qui peut en résulter pour la distribution des Planaires.

1 - LE VERDUS

Ce ruisseau prend sa source au niveau du lias marneux relativement imperméable, en plein milieu des failles de piedmont qui bordent au Sud-Est le Causse du Larzac. Origine probable de l'eau : le réseau hydrologique sous-jacent à ce causse et alimenté peu ou prou par le Mont Aigoual.

- La source héberge a-t-on dit Polycelis felina, plus quelques rares Dugesia gonocephala ; 150 m plus bas au pied d'un barrage l'importance numérique respective des deux espèces s'est inversée, mais à 300 m de la source plus aucune planaire ne subsiste, et 100 m plus loin encore le ruisseau lui-même disparaît sauf crue saisonnière sous un plancher de brèche calcaire colmaté de tuf. Bilan faunistique de ce premier tronçon (seul figuré sur nos graphiques) : P. felina d'abord et surtout, D. gonocephala en second lieu, et moindre quantité (fig. 13).

- Après plusieurs centaines de mètres de trajet hypogée, l'eau trouve le sous-sol barré par un seuil "rapporté" de calcaire jurassique supérieur (tectonique "en banquise") : le Verdus redevient épigée et s'enrichit d'apports d'eau nouveaux au passage de failles transversales successives. Ce Verdus de seconde génération ne voit pas réapparaître P. felina ; il devient par contre un peu plus bas le fief exclusif de D. gonocephala qui y pullule en certaines stations, pondant de nombreux cocons.

- C'est enfin le confluent avec l'Hérault, fleuve de composition hydrochimique voisine mais que le Verdus cependant influencera dans sa masse.* Là confluent aussi sur 1 km de la rive droite de ce fleuve plusieurs sources satellites du Verdus et de même origine hydrogéologique. Sur ce kilomètre, nous ne trouverons plus D. gonocephala qu'à l'état de "traces" : localisée de la façon la plus étroite à ces suintements sourciers jaillis du regard de la faille que longe précisément à ce niveau le cours du fleuve ; partout ailleurs dans le lit de l'Hérault, ce sont D. tigrina et D. subtentaculata qui règnent, accompagnées parfois, hors du courant, de quelques D. lugubris.

* cf. figures 16 (V) et IX (a-b)

Bref, trois "avatars" se succèdent d'une même circulation d'eau (enrichi chacun d'apports nouveaux) avec les peuplements respectifs suivants :

- 1) P. felina et quelques D. gonocephala dans le Verdu haut;
- 2) D. gonocephala seule et en grand nombre dans le Verdu bas ;
- 3) de rares exemplaires reliques de cette espèce, mais essentiellement D. subtentaculata et D. tigrina dans l'Hérault.

Autrement dit nous retrouvons dans la continuité d'un flux aquatique, par delà disjonctions apparentes et distinguos de géographe, notre même série faunistique stéréotypée des précédentes distributions , avec aussil'enchaînement des espèces successives puisque le déclin de l'une chevauche dans la portion "Hérault" l'essor des suivantes. ("le roi est mort, vive le roi").

A la façon d'un orchestre qui conjugue les diverses partitions pour faire entendre une seule symphonie, qui encore dans un concerto développe avec sa puissance propre et en totalité le thème esquissé par le soliste infirme dans ses possibilités instrumentales, ainsi le cours hydro-géologique reproduit à plus grande échelle et intégralement le schéma de distribution selon l'hydrographie, par cumul des séries faunistiques de chacun des tronçons épigées qui le constituent. De même un organisme vivant pour ses cellules individuelles, de même l'histoire humaine par rapport aux destins singuliers...

Mais cette similitude - au sens mathématique du terme - avec les cours géographiques dans le plan de répartition des espèces va-t-elle de pair pour le cours hydro-géologique avec une modification

parallèle du régime thermique, un passage progressif de la sténothermie à l'eurythermie ? On peut en douter, du moins dans les deux parties du Verdus où le long parcours hypogée de l'entre-deux est plus que suffisant pour rétablir au niveau de la résurgence un régime sténotherme, réplique exacte de celui de la source.

2 - LA BUEGES (fig. 3-4 et 5)

Avec une histoire plus complexe encore que nous présenterons malgré certaines obscurités, le cours H. G. Vis-Buèges-Hérault va confirmer cette première impression : convergence dans la disposition des Planaires, mais divergence d'avec un cours géographique dans les conditions de climat correspondantes sinon déterminantes.

- Au Sud du Massif de l'Aigoual, la montagne du Linguas (1 440 m) représente l'origine réelle la plus probable des eaux de la Buèges. Comme nous l'avons déjà dit plus haut, Polycelis felina prolifère dans ces ruisselets de montagne qui vont constituer la Vis.

- Au Sud d'Alzon P. felina a disparu, et la Vis pénètre dans le causse du Larzac au triple sens du terme : géographiquement, mécaniquement puisqu'elle l'entaille jusqu'à sa base par une gorge profonde, hydrogéologiquement enfin en s'y perdant et disparaissant de son lit. Une première faille transversale au voisinage du village de Vissec (le bien-nommé) et la Vis resurgit un peu plus en aval, au moulin de la Foux ; réapparaît aussi P. felina, que nous retrouverons encore à Navacelle puis dans les résurgences riveraines de Gourneyrou, Gourneyras, etc... (liées sans aucun doute à la présence d'une seconde faille transversale, majeure, celle de Madières) ; mais dès avant cette faille D. gonocephala domine dans la rivière proprement dite. Plus en aval encore, avant le confluent de Ganges avec l'Hérault, D. gonocephala à son tour aura cédé la première place à D. subtentaculata, sauf le cas des sources riveraines.*

* cf. Station des Deux Ponts, fig. 22 et 2.7.2.

- La source vauclusienne de la Buèges naît d'une faille au pied de la montagne de la Séranne, à quelques kilomètres à vol d'oiseau du croisement de la Vis avec la faille de Madières ; les mêmes étages liasiques imperméables font le lit des deux rivières, mais pour la Buèges l'altitude est moindre d'environ 50 m. La relation hydrologique de l'un à l'autre de ces cours d'eau n'a pas été démontrée ici par traceur comme ce fut le cas pour la perte de la Vis déjà mentionnée, mais la proximité, la dénivellation, la géologie le suggèrent (la barre montagneuse de la Séranne semble à ce niveau fracturée), aussi bien que la comparaison hydrochimique d'eaux des deux rivières prélevées un même jour (tableau 4). De deux choses l'une : ou bien la Buèges succède à une partie de la Vis infiltrée en amont ou au niveau de la faille de Madières, ou bien encore la résurgence de la Buèges, soeur jumelle en cela de la Foux de Vissec, donne le jour à une partie du même réseau souterrain, sous-écoulement et doublure de l'épigée ; dans les deux hypothèses, c'est une eau en continuité avec la Vis qui sous un nom géographique différent poursuit son cours.

Et nous allons retrouver dans la Buèges la même distribution étagée des Planaires, de quatre espèces maintenant comme nous l'avons figuré sur nos graphiques*. Au kilomètre 6 de cette rivière, nouvelle faille transversale et sauf période de crue perte totale ; nous verrons resurgir cette eau 10 km plus au Sud, au croisement de la même faille avec l'Hérault (le cours inférieur de la Buèges contient en effet une eau d'autre origine, du moins en partie).

- La résurgence de Cent Fons, dont la filiation avec la Buèges a été prouvée par fluorescéine, ne montre plus que quelques rares P. felina vestigiales qui ne s'écartent pas de plus d'un mètre de l'orifice des multiples sources ; D. gonocephala y est surabondante ; puis très vite dans l'Hérault, ce ne sont que D. tigrina et D. subtentaculata.

* fig. X.

AU TOTAL donc quatre avatars ici pour le même cours hydrogéologique issu de l'Aigoual. Dans l'ordre :

- 1) ruisselets du Linguas confluant dans la Vis supérieure, avec P. felina ;
- 2) Vis, après sa résurgence de la Foux, avec P. felina et D. gonocephala ;
- 3) Buèges (supérieure), avec la série maintenant complète des quatre espèces ;
- 4) Cent Fons et Hérault enfin où, après de rarissimes P. felina et de plus nombreuses D. gonocephala, ce sont les deux races asexuées qui prévalent.

Après chacun des parcours hypogées, l'eau est ressortie plus minéralisée, plus calcaire (analyse du 9 juillet 1961 in fig. 4 : résistivité en baisse et titre alcalimétrique en hausse), moins riche aussi en oligo-éléments métalliques dissous tels que le fer, contre-partie normale de l'enrichissement en calcaire.* Peut-être ces changements hydrochimiques sont-ils en cause dans l'étagement des espèces ? De toutes façons, la variation climatique a contribué à leur genèse au moins autant nous le verrons** que le temps de parcours hypogée.

C'est bien cette dernière variation qui nous paraît ici fondamentale : l'adoucissement du climat, c'est-à-dire des températures moyennes en hausse à mesure que l'altitude décline, cependant que parallèlement la faune des Planaires d'eau courantes se modifie : que dans les trajets épigées successifs les espèces se succèdent à la première place, en nombre et en extension, selon l'ordre stéréotypé que nous connaissons. Notre schéma du Verdus est donc vérifié : la distribution au

* Annexe X.

** 2.2.3.

long du cours hydrogéologique reproduit au changement d'échelle près, pour les espèces comme pour les modes de reproduction, celle des cours géographiques ; seulement il ne saurait être question dans ce cas précis de sténo- ou d'eurythermie, nous avons rejoint la distribution selon l'altitude et la variation climatique qui l'informe (fig. 5 - projection verticale).

3 - LE LEZ

Etudié du même point de vue, conduira à des constatations du même ordre.

L'origine réelle la plus probable de ses eaux se situe à l'Est du massif de l'Aigoual : Mont Liron et bassin de réception du Vidourle. Ce dernier fleuve, une fois constitué, traverse d'Ouest en Est les calcaires, morcelés entre Saint Hippolyte-du-Fort et Quissac par une partie du réseau de failles de piedmont qui vient de se subdiviser en deux^{*} ; seule une abondance saisonnière du débit peut en ce secteur déguiser "l'hydrorrhagie", diffuse en amont de Sauve. Or deux colorations de pertes-émergences par fluorescéine, pratiquées près de Pompignan et Corconne en 1957 et 1961 par le Spéléo-Club Alpin Montpelliérain, ont permis d'établir avec certitude que la source du Lez constituait une dérivation (de près de 30 km de long) d'une grande zone noyée hypogée existant aux environs de Sauve dont le Vidourle souterrain est le principal affluent ; le réseau secondaire de failles qui borde au Sud-Est le causse de Pompignan et se prolonge jusqu'à la Mosson n'est certainement pas étranger à cette dérivation (fig. 3).

* Les unes orientées S.O. en direction de Clermont, les autres davantage au Sud vers la Mosson et Montpellier (fig. 3).

Ainsi, pour le géologue, doit-on considérer comme chose acquise la filiation hydrologique Vidourle-Lez. Mais ne s'ensuit-il pas pour l'écologiste l'obligation d'envisager à son tour une filiation connexe entre P. felina du haut bassin du Vidourle et les mêmes de la source du Lez, voire encore celles du Martinet^{*} par exemple sur la Mosson, source satellite parmi une lignée d'autres qui jalonnent depuis Quissac le même faisceau de fractures ?

En admettant cette façon de voir, force nous est de constater que si cette espèce montagnarde a su par des voies fraîches et obscures s'avancer jusque dans la plaine, ces implantations excentriques y occupent une moindre étendue^{**}, que ses biotopes successifs en s'éloignant des sommets s'étrécissent comme peau de chagrin devant ceux envahissants des Planaires asexuées.

De gradin en gradin la même série faunistique se répète donc mais "gauchie". Serait-ce par les conditions thermiques ambiantes ? Celles-ci en s'élevant ne réduisent-elles pas toujours davantage la marge qui doit séparer des températures "insupportables" une espèce que sa prédilection pour les sommets nous a fait croire tout à l'heure thermophile ? Et inversement pour les dernières venues qui seront bientôt les premières ?

De la sorte, le niveau thermique moyen s'impose à l'esprit comme maître d'oeuvre de semblables variations.

* IGN 1/50.000 "Montpellier" - UTM - 653, 317.

** Kilomètres au Mont Liron, hectomètres à la source du Lez, mètres à celle du Martinet.

DISCUSSION (figure 5)

A ce stade de notre exposé, la similitude de la distribution dans un cours hydrogéologique avec celle fonction de l'altitude et celle selon l'hydrographie nous semble un fait acquis ; mieux encore : cette distribution H. G. jette bien un pont, relie entre elles les deux autres.

Le seul problème demeure en suspens de son conditionnement. Dans les exemples Vis-Buèges-Hérault et Vidourle-Lez, une zonalité climatique évidente en rapport avec l'altitude se profilait derrière la distribution H. G. : de là l'hypothèse d'une intervention probable du niveau thermique moyen.

Pour le Verdus-Hérault cependant, un certain conditionnement par l'amplitude des changements de température demeurerait possible, aussi avons-nous demandé à une observation plus attentive du graphique 5 de nous mettre sur la voie d'une solution à ce problème étiologique.

- I -

Nous avons dit des séries faunistiques la similitude dans un cours H. G. et un cours géographique. Cette similitude - en donnant à ce terme une acception presque mathématique - nous la voyons manifeste en effet sur ce graphique si nous nous référons au tronçon Buèges supérieure ; elle l'est bien moins déjà pour la série Cent Fons-Hérault : menacée de "décollation", et plus du tout dans le cas des deux séries de la Vis : amputées à leur base (surtout la plus haute en altitude). Quelle signification faut-il donner à ces aspects divers ?

Dans la perspective d'une distribution dépendante de l'altitude et des zones climatiques correspondantes (projection verticale),

rien de plus logique que ces séries tronquées : les températures plus élevées dans chaque tronçon successif du cours H. G. permettraient à un moment donné l'apparition, puis l'expansion progressive d'espèces adaptées à des climats plus chaud, tandis qu'inversement reculeraient toujours plus en amont jusqu'à disparaître les Planaires craignant tout excès de chaleur.

Si au contraire nous nous plaçons dans une perspective sténo-eurythermique, aucune explication plausible ne vient à l'esprit. Considérons en effet les températures des diverses sources et résurgences, on peut avec juste raison les assimiler à celles, voisines à quelques degrés près, de cette zone d'invariabilité thermique que l'on connaît dans le sol à 20 ou 30 m de profondeur^{*}. Les unes et les autres, pratiquement insensibles aux écarts atmosphériques nycthéméraux et mêmes saisonniers (sténothermie) figurent ainsi pour le climat susjacent, fonction de l'altitude et de la latitude, une véritable Moyenne naturelle^{**}, et pluriannuelle ; moyenne qui avec évidence s'élève à mesure que décroît l'altitude (ou la latitude).

A l'opposé, l'eurythermie de l'aval des cours d'eau témoigne de tous les écarts atmosphériques^{***} en deçà ou en delà, écarts dont l'amplitude saisonnière maximum ne diffère guère en plaine et sur les monts, pour une même situation générale, maritime ou continentale.

* Demolon, Moret ...

** On pourrait adjoindre encore à ces divers chiffres, les températures moyennes des inter-saisons, printemps et automne : assez peu différentes de celles des émergences, elles ne perturbent guère l'aval des cours d'eau comme il est aisé de le constater durant ces périodes (fig. 12 a-b, 13, 14, 16).

*** Elle dépend aussi du débit : les plafonds thermiques estivaux sont atteints plus précocement que les planchers hivernaux à cause de l'amaigrissement de la masse liquide et de sa vitesse de déplacement diminuée (débit).

Bref, dans le cas étudié, les températures s'élèveront globalement depuis les sommets cévenols jusqu'à la plaine viticole, celles des sources et de l'aval aux inter-saisons, celles aussi des maximums et minimums saisonniers, etc... au lieu que sur ce même décours l'amplitude en demeurera égale (ou presque) en valeur absolue des oscillations annuelles les plus fortes. C'est dire là que, si les quatre séries faunistiques de notre graphique se suivent et ne se ressemblent pas, la sténo-eurythermie pour être semblable à elle-même dans les quatre tronçons ne saurait de ce fait être mise en cause ; nous n'en dirions point tant du niveau thermique en hausse.

- II -

Et nous pouvons maintenant porter attention à une série de coïncidences : le fait par exemple que les espèces sexuées, aimant altitude et fraîcheur, préfèrent aussi dans un cours géographique l'amont, partie la plus fraîche en saison chaude (qui se trouve être aussi, notons-le, temps d'activité biologique^{*}) ; elles en disparaîtront d'ailleurs en rétrogradant à mesure qu'il s'échauffera davantage à des altitudes inférieures. Et de même (ou inversement) pour les Planaires asexuées de plaine, plus thermophiles : n'ont-elles pas aussi prédilection pour l'aval, lequel justement devient le plus chaud durant les mêmes beaux jours, lequel encore paraît gagner vers les sources à mesure que l'altitude etc... Bref, la similitude dans l'étagement entre cours H. G. et cours géographique vaut par conséquent pour les conditions thermiques de la belle saison aussi bien que pour les espèces ; et comme ces conditions, les gradients Sommet-Plaine et Amont-Aval (en

* N'est-il pas plus normal d'attacher importance aux températures concomittentes de l'essor biologique, de préférence à celles des mortes-saisons, hivernage et autres temps de survivance ?

été), différent totalement quant à leur raison d'être, l'argument n'en aura que plus de poids. Telle coïncidence répétée de l'habitat avec l'habitant dans des contextes distincts autorise en effet nous semble-t-il à supposer une relation de cause à effet.

C'est alors parce que le gradient thermique "en miniature" d'un cours géographique reproduit en été celui d'un cours H. G., que la même série faunistique s'y retrouverait, miniaturisée. C'est encore parce que les gradients Amont-Aval des tronçons successifs se recouvrent l'un l'autre^{*} comme vagues à l'assaut d'une grève que les séries faunistiques correspondantes se chevaucheraient-elles aussi. C'est enfin parce que ces gradients thermiques hydrographiques portent la griffe du climat ambiant, adouci des sommets à la plaine, que les séries faunistiques successives apparaîtront "gauchies" à l'image de ce climat : amputées (côté aval) des espèces thermophiles à haute altitude, décapitées (côté amont) des espèces thermophobes en plaine, etc... etc...

Ainsi, après avoir déjà exclu l'intervention de la sténourythermie pour l'ensemble du cours hydro-géologique, nous la disons maintenant superfétatoire au sein des cours géographiques (qui^{conjugés} constituent ce cours H. G.).

*

* Chaque passage hypogée réalise un retour en arrière : rappel des antécédents thermiques... rappel faunistique aussi.

Et nous pouvons conclure, en bref. De notre observation, de ces trois développements consacrés à la distribution des Planaires dans l'espace, sous des angles divers : altitude(et latitude), hydrographie et hydro-géologie, s'est dégagée peu à peu la notion qu'un gradient thermique progressif et de relative permanence réalisait la condition nécessaire et suffisante de toute répartition étagée des espèces. Quant à la sténo-eurythermie des cours d'eau, parce qu'elle inclut (l'été) - en l'excédant - une variation progressive de ce type, elle interviendra, mais en tant qu'elle l'implique et sans plus.

*

On objectera ici, à bon droit, que coïncidence même habituelle n'est pas corrélation, ou que le fait d'observation contribue sans cependant pouvoir y suffire à la démonstration. Aussi convient-il de poursuivre : l'étude de la distribution dans le temps des aspects biologiques et démographiques des Planaires, autrement dit encore de la variation qualitative et quantitative au long des saisons du peuplement d'un biotope, renforcera peut-être ces conclusions prématurées qui précèdent, en attendant l'expérimentation décisive.

IV - DISTRIBUTION DANS LE TEMPS : LA VARIATION SAISONNIERE

Comme cela a déjà été dit, les frontières dans un cours d'eau du biotope d'une espèce donnée nous sont apparues quasi immuables d'année en année, a fortiori d'une saison à l'autre. Notre observation des mêmes stations répétée des dizaines de fois pendant 2 ou 3 ans ne nous a pour ainsi dire jamais montré dans leurs populations de variation QUALITATIVE : changements d'ordre faunistique tels qu'apparition d'une espèce nouvelle ou disparition d'une précédemment identifiée. Cette relative stabilité dans le temps de la biogéographie constitue un premier trait assez remarquable.

Des modifications QUANTITATIVES par contre dans les divers peuplements étaient habituelles. Les différences surtout numériques relevées d'une année sur l'autre trouvaient parfois une apparence de justification dans (... allaient de pair avec ...) des différences de climat entre saisons homologues : par exemple températures plus élevées que la moyenne ou plus basses à une même époque et dans une station donnée, plus souvent encore changements en matière de précipitations atmosphériques. L'abondance absolue en effet et la répartition chronologique de ces dernières pouvaient se traduire au niveau du cours d'eau telle année par des crues drastiques de printemps, funestes à toute population benthique végétale ou animale, la suivante par un débit tellement amenuisé que, tout courant exténué, il favorisait un réchauffement précoce dans le temps et dans le cours de la rivière, telle autre encore par des bouleversements dans la topographie des lieux capables à leur tour de modifier les conditions hydrologiques physiques (pour un banc de gravier déplacé, ici la profondeur se trouve accrue et le courant, là au contraire l'eau stagne si même il n'y a pas eu assèchement) ... etc, etc... Comment à ces événements les Planaires auraient-elles pu demeurer insensibles ?

Mais nous-mêmes, comment démêler avec certitude cet échec-veau de tant de facteurs conjoints, comment déceler les fils conducteurs, définir là où le hasard semble régner en maître une ligne évolutive générale, bref comment mettre en évidence le "système" latent sous l'apparent caprice ?

Pour aborder ce problème complexe de la variation des Planaires dans le temps, mieux valait emprunter les chemins les plus simples, nous voulons dire nous pencher sur les changements observables en un cycle annuel. D'une part en effet le "système" transparait dans l'évolution cyclique des conditions thermiques ou des précipitations,

et d'autre part la périodicité - notre observation s'étend sur trois années successives - a permis en vérifiant le retour des mêmes coïncidences entre biologie et conditions liées au climat d'asseoir mieux les hypothèses, étape première de toute recherche.

*

Systématiser l'évolution saisonnière des populations de Planaires apparaît donc chose relativement aisée. Ces variations quantitatives, dont nous avons cru bon de distinguer à part le sens et l'intensité, étaient estimées essentiellement sur les critères suivants : du nombre et de la taille moyenne des individus, ainsi que de leur activité reproductrice (quantité d'oeufs, fréquence relative des individus très jeunes ou portant trace d'une fission récente...)... Elles concernent par conséquent tout autant la biologie (croissance et maturation sexuelle) que la démographie.

- I -

Pour prendre l'exemple de la Buèges, nous avons suivi mois après mois dans cette rivière onze stations réparties sur un peu plus de 5 km, et comportant comme l'on sait nos quatre espèces distribuées selon le schéma habituel. A considérer séparément chacune d'entre elles dans l'ensemble des stations-témoins représentatives de son biotope spécifique, puis du même regard la totalité des espèces, on peut dégager une première constatation quant au SENS des modifications subies au fil des jours : une "belle saison", d'EXPANSION biologique et démographique, qui couvre le printemps, l'été et le début de l'automne, avec Planaires nombreuses, actives et prolifiques, s'oppose à une "mauvaise saison" (fin de l'automne et hiver), de REGRESSION, où peuplement et activité reproductrice sont réduits. A grande échelle, cette alternance se retrouve aussi bien partout (l'amont, l'aval) et pour tous

(les différentes espèces).

Seconde constatation relative à l'INTENSITE de la variation : les différences entre l'une et l'autre des saisons extrêmes s'accusent d'autant plus que l'on s'écarte de la source en direction de l'aval, c'est-à-dire que l'écart s'amplifie dans la rivière entre températures d'été et d'hiver. A la station II (Cote 175) par exemple, la plus en amont^{*}, le nombre des Polycelis felina double ou triple de l'hiver à l'été ; dans la station XI (cote 5300) la plus en aval peuplée par Dugesia tigrina et D. subtentaculata, ces Planaires quasi introuvables l'hiver deviennent en été fort nombreuses : variation de 1 à 20 ou de 1 à 50 ; cependant que la station V intermédiaire (cote 1925) avec D. gonocephala montre en été 5 à 10 fois plus de Planaires : variation médiane elle aussi - (il s'agit bien entendu là d'ordres de grandeur sans prétention aucune à l'exactitude mathématique).

- II -

En opposition avec ces grandes lignes qui nous paraissent correspondre valablement à l'ensemble de nos observations dans toute la région, en tout cas s'écartant peu ou prou de cette périodicité diphasée, une ligne évolutive particulière pouvait s'observer en certaines stations. Le risque en l'occurrence était que "l'arbre cache la forêt", que de telles singularités masquent la ligne générale, seuls le recul dans le temps et l'observation simultanée de très nombreuses autres stations pouvaient permettre alors de reconnaître sous les "harmoniques" le "son fondamental".

* cf. fig. X - Il n'y a pas de Planaires à la station I (eau dormante).

Au contraire de la ligne évolutive générale, apparemment liée pour l'essentiel au réchauffement estival accélérateur biologique et au froid inhibiteur, autrement dit à des conditions durables et générales - la chose n'est-elle pas éclatante dans le cas des Planaires "eurythermes" d'aval ? - ces divergences locales nous ont paru dépendre davantage de conditions circonscrites dans l'espace ou dans le temps :

- 1) Ici par exemple, d'importantes variations du COURANT, en plus ou en moins, sont manifestement à l'origine d'une révolution démographique :

- En septembre 1962, Polycelis felina est décimée à la source du Lez après 8 jours de violentes pluies d'équinoxes accompagnées d'une crue qui ravage la flore algale et le lit. Température de l'eau sans changement durant cette période.

- A la même époque, trois jours de crue avec hausse du niveau de 1 à 2 m, suivis d'un retour rapide à l'état initial font disparaître D. subtentaculata de nombreuses stations de l'Hérault. Ici, refroidissement de quelques degrés, etc...

- Cas inverse : les D. gonocephala sont nombreuses au printemps 1962 dans le courant de la source du Cabrier, au-dessus du barrage de retenue, et nombreuses aussi en juin de la même année à la station V (cote 1925) de la Buèges. Une sécheresse exceptionnelle en juillet - août^{**} réduit à néant le courant habituel dans la source, dont la température ne s'élève que de 13° 5 à 15° ; les Planaires en disparaissent pourtant radicalement, qui persistent à 3 m de là sous

* Annexe XI, fig. IX a et b, chapitre 6 de la seconde partie.

** fig. VI.

la chute du barrage ; même réduction considérable du courant, et des Planaires, à la station V de la Buèges, mais là encore des populations nombreuses et actives en d'autres stations sous-jacentes, plus chaudes, permettent d'affirmer que la légère élévation thermique observée ici n'est pas en cause.

Au total pour des Planaires d'eaux vives, excès ou défauts momentanés de courant se montrent capables d'infléchir localement^{*} une évolution générale rythmée par celle des températures saisonnières.

- 2) Ce sont ailleurs des conditions THERMIQUES microclimatiques que nous avons incriminées lors de singularités évolutives locales :

- On peut voir sur l'un quelconque de nos graphiques que le réchauffement estival est inégal dans toute l'étendue d'un biotope spécifique, étant plus marqué côté aval que vers l'amont. Mais on observe également pour les Planaires des différences d'aspect ou d'évolution dans les diverses stations d'un même biotope.

Ainsi en été Polycelis felina se trouve à la source du Lez (16°) en très grand nombre et de très grande taille (12-14 mm). Au même moment les P. felina les plus proches des sources du Verdus et de la Buèges (13-14°) sont moins nombreuses et surtout bien plus petites (8 mm) ; or les stations les plus avancées vers l'aval du biotope de l'espèce dans ces deux rivières^{**} - stations dont la température plus élevée en conséquence avoisine celle de la source du Lez - montrent des individus plus rares certes qu'en amont mais d'aussi grande taille qu'au

* plus largement s'il s'agit d'une crue.

** cote 300 du canal du Verdus, cote 425 à 2625 de la Buèges(f. X).

Lez ! La température en est-elle cause, ou bien comme nous le soupçonnerons plus tard la composition chimique différente de l'eau qui les abreuve^{*} ?

Moins sujet à caution et plus démonstratif cet exemple concernant Dugesia gonocephala :

- 1) Dans la Buèges, la station IV (cote 1300), la plus en amont de son biotope, révèle à la fin du printemps un maximum d'individus et de cocons, tandis qu'en hiver Planaires et cocons sont rarissimes. On a donc dans cette station où la température oscille annuellement entre 11 et 18 degrés un rythme biologique typique à deux temps.

- 2) Si l'on se déplace maintenant vers l'extrémité aval du biotope de l'espèce - station VII (cote 3250) - les différences été-hiver s'accusent : variation thermique de 9° à 21°, et des Planaires en abondance en mai-juin qui ne se trouvaient en février qu'à grand peine. Mais une légère "dépression" biologique va se manifester à l'acmé de la température (21° en juillet-août) : arrêt de la ponte, qui reprendra à minima en septembre-octobre. Effet de la température excessive ? Le courant resté vif est hors de cause ; en tous cas le rythme est passé à quatre temps.

- 3) La même année cependant, les D. gonocephala de la source de la combe du Buis^{**} (15°, avec moins d'un degré d'écart de l'été à l'hiver), nombreuses et fécondes en belle saison nous ont montré quelques cocons en plein mois de janvier ; ce que nous n'avons

* Les stations d'aval du biotope sont, au moins dans la Buèges, soumises à l'influence d'afflux hypogées plus riches en CO₂ et oligo-éléments que la source capitale.

** Riveraine de l'Hérault - chap. VI, seconde partie et annexe XI fig. IX.

jamais vu à la Buèges ni dans aucune autre rivière. La situation "d'extrême amont" de la source va de pair par conséquent avec un rythme tout juste ébauché.

Ainsi lorsque nous embrassons du même coup d'oeil la série de ces trois stations, même espèce et même année, nous trouvons une évolution diphasée typique en régime eurytherme 11-18° mais cette alternance à peine esquissée en milieu sténotherme à 15° se dédouble au contraire à 9-21°, eurythermie extrême pour l'espèce. A quoi sinon aux microconditions thermiques attribuer ces différences de rythme ?

Quant à "l'entrechat estival", l'évolution en quatre temps de la station VII, ne suggère-t-il pas que D. gonocephala - la seule d'ailleurs des Planaires que nous étudions à posséder pour son biotope des frontières Amont et Aval - a dû par deux fois en un cycle annuel affronter des températures néfastes : les unes en hiver par défaut (c'était aussi le cas à Buèges IV), les autres en été par excès (ce qui n'était possible que dans l'extrême aval du biotope) ?

*

Pour conclure cette esquisse à gros traits de l'évolution saisonnière des Planaires (distribution biologique et démographique dans le temps) : une alternance de temps forts et de temps morts la résume, qui coïncident avec la "bonne" et la "mauvaise" saison c'est-à-dire avant tout pour un hydrobionte, des températures en hausse ou en baisse ; les modifications du débit aquatique liées aux précipitations ne viennent qu'après, pour être loin de posséder en effet le stéréotypé du cycle thermique annuel.

Ce schéma général n'exclut pas pour autant des micro-conditions* climatiques, de température ou de courant, non plus que les microbiotopes à l'évolution singulière qui leur correspondent : évolution arythmique ou presque dans une source, en quatre temps aux avant-postes aval d'un biotope, catastrophique en d'autres points exposés aux crues ou à trop forte baisse du débit et du courant... etc... Les "variations" du soliste n'ont jamais contredit la ligne mélodique de l'orchestre, mieux elles la confirment souvent.

Et tel est bien le cas ici pour la ligne générale et ces variantes locales de l'évolution saisonnière, l'un et l'autre affirment l'importance du facteur Température et de son niveau, condition première - avant le courant, que nos exemples ont montré plus localisé en temps et en lieu dans ses interventions - ici de l'expansion, là d'une régression, partout de l'amplitude de la variation démographique annuelle par l'amplitude de ses propres écarts, etc...

*

Ainsi compte tenu de la difficulté qu'il y a à remonter des cas particuliers au cas général et de l'erreur inhérente à toute simplification excessive, nous avons après la majorité des auteurs classiques retrouvé le même principe directeur à chacune des étapes de cette étude : le même conditionne de façon primordiale toute espèce de distribution des Planaires, géographique ou saisonnière, faunistique ou biologique...

Il n'est que juste par conséquent de commencer par lui le rappel qui va être fait maintenant des principaux facteurs écologiques.

* Petites dans l'espace, ou petites dans le temps.

CHAPITRE SECOND :

LE FACTEUR TEMPERATURE

- 1) Analyse graphique : diagrammes climatiques
 - rôle déterminant du niveau thermique durant la belle saison dans la distribution hydrographique ;
 - aspects différents en amont et en aval des températures limitantes ;
 - la population d'un biotope spécifique exprime par sa répartition comme par son évolution saisonnière la relation très générale d'une quelconque activité biologique (ou enzymatique) avec la température.
 - 2) Expérimentation : ... où l'on démontre que si le niveau thermique est de toute première importance pour la biologie des Planaires, l'amplitude "en soi" des changements de température les laisse bien près de l'indifférence.
 - 3) Observations dernières et conclusions : ... qui sonnent le glas de la théorie sténo-eurythermique : ces qualificatifs ne valent que pour les climats des différentes parties d'un cours d'eau, mais nullement pour les Planaires plus ou moins thermophiles qu'elles hébergent - Le niveau thermique moyen (de la saison chaude) : principe premier, à grande échelle, de toute distribution.
-

I - ANALYSE GRAPHIQUE DU FACTEUR TEMPERATURE : DIAGRAMMES CLIMATIQUES
(fig. 2 et 6)

L'étude qui précède a posé sans le résoudre de façon définitive le problème du mécanisme par lequel intervient le facteur Température : agit-il exclusivement par son niveau sur la physiologie et la biologie, partant sur la démographie et l'écologie des Planaires ? Ou agit-il encore (la question d'une exclusivité nous semble superflue) par la plus ou moins grande amplitude de sa variation, au long d'un cours d'eau en particulier ?

Celui-là seul en réalité des quatre aspects de la distribution que nous avons envisagés pouvait à première vue laisser croire à cette seconde éventualité, qui dans les trois autres cas confinait à l'absurde. Aussi avons-nous demandé à une analyse graphique approfondie de ce cas litigieux quant à l'interprétation, l'étagement des Planaires observé dans les cours géographiques, d'infirmier ou de confirmer la solution pressentie déjà par ailleurs, savoir : que dans toute distribution un rôle déterminant revient au seul niveau thermique, à l'exclusion de l'amplitude des variations de la Température.

*

CONVENTIONS

Si l'on veut comparer entre eux du point de vue de la répartition de leurs Planaires des cours d'eau très différents : par leur débit, leur pente, leur température initiale, etc... donc leur évolution thermique (fig. 2), la difficulté majeure est bien de trouver un "dénominateur commun". Dans ce but nous avons admis un certain nombre de conventions graphiques destinées à rendre possible une reconstitution réellement synoptique de la figure 2 ; car il n'est que trop évident pour ce graphique que superposition ou juxtaposition ne signifient pas pour autant synopse, ne permettent pas la confrontation. Au lecteur d'apprécier l'admissible de ces conventions, et donc le crédit qu'il pourra accorder à la comparaison qui s'ensuivra.

- 1) Nous avons tout d'abord supposé l'existence d'un cours d'eau fictif tel que son réchauffement ou son refroidissement seraient, au plus fort de l'été ou de l'hiver, de un degré par unité de distance ; la chose graphiquement s'exprime par des droites ascendantes ou descendantes, inclinées à 45° (fig. 6).

De telles courbes bien entendu ne sauraient exister dans la réalité : l'écart en effet se réduit toujours davantage lors de l'écoulement, mais de plus en plus lentement, de la température de l'eau à celle asymptote de l'air, dont il résulte pour la variation thermique une courbe aux allures d'hyperbole^{*} (fig. 2).

Deux raisons à nos yeux justifient la licence que nous avons prise : d'une part nul mathématicien ne se surprendra de voir assimiler à un segment de droite un arc de faible ouverture angulaire, et d'autre part si hyperbole il y a, autant il serait contestable de comparer entre eux des segments successifs ou de courbes différentes, autant on le pourra tolérer ici pour des arcs d'une même courbe et sensiblement superposés.

- 2) Nous avons ensuite pour chacune de nos trois rivières rapporté à ce cours d'eau fictif - notre "dénominateur commun" - les biotopes des différentes espèces étudiées, autrement dit figuré en abscisse comme précédemment (fig. 2) leur extension dans l'espace : non point pourtant l'extension réelle mesurée dans les conditions naturelles, mais celle qu'ils auraient par rapport à ces courbes thermiques standard (compte tenu des températures extrêmes effectivement relevées). On remarquera qu'il s'agit là de l'opération inverse de celle que nous avons pu effectuer sur le terrain ; nous y avons en effet noté d'abord les limites spatiales de chaque biotope, après quoi seulement ses "limites thermiques" qui (peut-être) en sont cause,

* L'intensité du débit calorifique (la quantité de chaleur qui s'écoule de l'air à l'eau par unité de temps) est fonction de la différence de température $\frac{dQ}{dt} = f(\theta_{\text{air}} - \theta_{\text{eau}})$ - (Bénézech, 1958, p. 132). Cette différence tend vers zéro, c'est dire que le temps nécessaire à l'apport des Q calories capables d'uniformiser les températures des deux milieux tend lui vers une limite asymptotique infiniment éloignée.

nous voulons dire les maximums et minimums annuels observables en ces points frontaliers. Bref, induction sur le terrain, mais déduction sur le graphique.

- 3) Pour plus de précision enfin et de clarté, nous avons représenté de façon distincte, voire dissocié entre plusieurs diagrammes, ce qui sur un graphique unique aurait entraîné surcharge et obscurité.

- Ainsi ont été figurées différemment la partie du biotope habitée par une population nombreuse de large implantation (trait plein), et cette sorte de "marche-frontière" qui la précède ou lui fait suite, dont le peuplement se raréfie et surtout se regroupe en quelques îlots clairsemés (trait pointillé). La limite exacte entre les deux subdivisions est sans doute délicate à apprécier, s'agissant davantage d'une transition progressive ; il s'en dessine une pourtant à la longue - fruit de l'assiduité - dans l'esprit de tout observateur, dont il faut bien admettre alors qu'intervienne comme un mal nécessaire son coefficient personnel.

- Les espèces, étagées dans la nature, mais non sans se chevaucher l'une l'autre, ont été étudiées à part pour éviter superpositions graphiques... et confusions ; celles d'aval font exception, dont les biotopes s'identifient pratiquement à des nuances près (dans la Buèges, D. tigrina remonte un peu plus en amont que D. subtentaculata, et l'inverse s'observe dans le Lez).

- Nous avons enfin et surtout disjoint en deux diagrammes distincts les deux périodes opposées de l'année. Diverses raisons à cela, et tout d'abord d'ordre graphique : la température différente en chaque source exclut que l'on puisse pour plusieurs rivières à la fois

donner une origine unique à leurs courbes de réchauffement et de refroidissement : ces courbes fussent-elles standardisées quant à la pente, leur point de départ reste singulier.

De même encore : l'extension graphique des biotopes étant déduite des températures annuelles extrêmes effectivement relevées à leurs frontières, il faudrait pour la retrouver identique en hiver et en été que refroidissement et échauffement soient eux-mêmes symétriques ; or rien de tel dans la réalité (fig. 2), non point tant parce que la température des sources s'écarte de la moyenne annuelle, équidistante des écarts extrêmes, mais à cause du débit trop différent en ces deux époques opposées : maigre en été il est facteur d'échauffement précoce, décuplé l'hiver il rejette au loin vers l'aval le refroidissement équivalent. Toujours est-il que le même biotope présentera sur la figure 6 des dimensions graphiques différentes selon la saison, à cause de nos courbes de variation thermique standard arbitrairement symétriques contre toute réalité ; ce qui oblige donc à faire des graphiques distincts, à considérer à part les deux saisons.

Mais il est d'autres raisons que techniques, quand bien même elles seraient suffisantes. L'alternance annuelle d'une progression et d'une régression thermique se retrouve dans l'évolution biologique : en effet il n'y a pas seulement de l'amont vers l'aval contraste croissant entre l'activité estivale des Planaires et leur léthargie hivernale, il y a aussi variation inverse : une dépression plus marquée tout autant qu'une expansion accentuée.* Mais alors qui dit flux et reflux thermique et biologique suppose aussi "mer étale", équilibre indifférent, temps d'arrêt entre deux mouvements pendulaires alternés, "no man's land" entre champs de différenciation contraire... Du point de vue thermique une assez longue intersaison - à laquelle répond sur nos diagrammes une horizontale - s'interpose effectivement deux fois

* à considérer un même biotope spécifique.

[illegible]

一、本報之宗旨，在於報導事實，指導輿論，以促進社會之進步，及國家之繁榮。其內容應包括：政治、經濟、文化、教育、體育、衛生、社會、國際等各項新聞。其報導應力求客觀、公正、準確，並應注意報導之深度與廣度。

100

[illegible]

(The page contains faint, illegible mirrored bleed-through from the reverse side.)

l'activité relative biologique et démographique des Planaires.

... les trois rivières : Verdus, Buèges et Lez, différentes par l'altitude et la température de leurs sources (160/180 m - 13/14° pour les deux premières, et 100 m - 16° pour la dernière), mais soumises à semblables conditions climatiques extérieures (moins de 25 km les séparent).

... les quatre Planaires enfin P. felina, D. gonocapnala (qui manque dans le Lez), D. tentaculata et D. tigrina (absentes toutes deux du Verdus).

I. D'emblée une première constatation s'impose : la coïncidence frappante en saison chaude des divers diagrammes spécifiques, alors que leur discordance est flagrante pour la saison froide. Qu'est-ce à dire ? que, si relation de cause à effet il y a pour une espèce donnée entre les conditions thermiques et son implantation hydrographique - et la répétition ici en des rivières différentes des mêmes coïncidences estivales autorise à le présumer - les deux saisons extrêmes de l'année ne pèsent pas dans la balance d'un poids égal, mais que celle d'été, la plus stimulante pour la biologie, serait aussi déterminante pour la distribution ; l'absence de coïncidence hivernale en effet ne peut que signifier une absence de rapport.

Cette proposition n'a rien pour étonner si l'on veut bien observer que des conditions attrayantes ou favorables à l'expansion fondent plus souvent les concentrations durables de nombreux être vivants qu'une quelconque répulsion commune ou aptitude semblable à survivre dans la même épreuve : le positif rassemble solidement plus que le négatif, et l'axiome vaut au-delà de la politique.

II. En reléguant ainsi à l'arrière-plan le rôle relatif de la saison froide, ces conclusions tendent encore ipso facto à écarter celui de l'amplitude des changements de température, nous avons nommé la théorie sténo-eurythermique : les diagrammes successifs en effet évoquent avant tout un niveau thermique moyen, qui l'été va croissant en aval : sur ce gradient les espèces seraient alors réparties en fonction de leurs besoins : zonalité climatérique typique déjà observée dans les autres aspects de la distribution.

III. Les diagrammes de saison chaude illustrent aussi la notion de "températures limitantes", de façon quelque peu différente toutefois côté aval et côté amont. Vers l'aval, les limites des biotopes correspondent à des "chiffres plafond" assez strictement définis : presque identiques dans les différentes rivières, et au-delà desquels à un ou deux degrés près les espèces ne sauraient survivre (P. felina, D. gonocephala). Côté amont il s'agirait plutôt d'un "climat plancher", d'un niveau moyen, insuffisant certes pour l'épanouissement et l'expansion de l'espèce mais non létal de façon brutale, permettant à quelques Planaires égarées ou épargnées de survivre, de végéter au ralenti, d'hiberner, d'attendre des lendemains qui chantent. Ces "frontières amont" du biotope ont bien effectivement un caractère moins tranché et absolu que les frontières "aval" (D. gonocephala, D. subtentaculata et D. tigrina). Pour D. gonocephala par exemple, dont les diagrammes de la Buèges et du Verdus se confondent à leurs limites aval, les "marches-frontières" amont au contraire diffèrent assez, étendues sur 4 degrés (150 m) au Verdus, 1 degré seulement (plus de 600 m) à la Buèges.

D'ailleurs la saison froide ne prolonge-t-elle pas en quelque sorte, dans le temps au lieu que dans l'espace, vers des températures plus basses encore, ces marches-frontières amont des biotopes spécifiques ? Or il est bien évident, à mesure qu'en descendant

le cours de la rivière l'hiver devient plus rigoureux, que s'aggravent aussi progressivement l'inhibition, la récession, la morte-saison biologique, sans atteindre jamais cependant, malgré des chutes dépassant dix degrés, cette éradication définitive de l'espèce que réalisent l'été en aval quelques degrés de plus que l'optimum thermique.

IV. Confirmation de cette notion d'un climat-plancher côté amont, non immédiatement létal et flou dans ses limites : les trois Planaires d'aval, si l'on compare à ceux de la Buèges leurs diagrammes du Lez et du Verdus, semblent d'autant plus remonter vers la source c'est-à-dire vers un climat estival moins chaud, que les températures de l'inter-saison et de la saison froide sont plus élevées. Tout se passe comme si les biotopes de la Buèges avaient leurs limites amont relativement décalées, pour compenser par des températures estivales supérieures leurs températures d'inter-saison et d'hiver moindres que dans Verdus et Lez ; ceci contrebalancerait cela^{*}. Or cette compensation n'a rien que de logique dans une perspective "climatique", car c'est bien alors une moyenne thermique qui importe, et non tel ou tel chiffre absolu.

Une différence fondamentale se dessine ainsi pour la biologie entre le "trop" thermique et le "pas assez" : les températures limitantes supérieures, précises comme la peine de mort, sanctionnent de façon définitive et sans appel, mais comme la prison les inférieures préservent deux sous d'espoir et réservent l'avenir.

* Voir aussi : plus haut, les observations sur la taille plus élevée de P. felina en aval de ses biotopes de la Buèges et du Verdus, et BODEN-HEIMER (1955) p. 27 : durée du développement et températures efficaces sont en raison inverse, c'est-à-dire que leur produit est constant.

V. Ces différences constatées entre limites d'amont : graduées, et limites d'aval : tranchées, appellent alors un rapprochement. Evoquons à leur sujet la relation expérimentale qui lie à la température ambiante l'une quelconque des activités vitales d'un poikilotherme. Qu'il s'agisse de respiration ou de développement, la variation en est d'ordinaire stéréotypée : à température progressive s'observe d'abord une accélération progressive de la consommation d'oxygène ou de la croissance, puis l'activité étudiée atteint son maximum ("optimum thermique"), après quoi si la température poursuit toujours son ascension on assistera à la diminution brutale et très vite à l'arrêt définitif de cette activité.

A un plan plus général encore, et pour des raisons évidentes, une courbe représentative de l'influence de la température sur une quelconque réaction enzymatique traduit semblable évolution (fig.7). BENEZECH (1958, p. 567) en donne l'interprétation suivante : une telle courbe en réalité complexe résulterait de deux composantes, l'une courbe d'activation de la réaction par la chaleur, l'autre d'inactivation de l'enzyme protéique, qui se dénature sous l'effet du même facteur ; la même formule d'ARRHENIUS (relation entre cinétique chimique et température absolue) représenterait correctement ces deux courbes expérimentales, mais des coefficients différents dans les deux réactions (énergie d'activation) entraîneraient des pentes différentes : une lente progressivité de l'activation, mais l'accélération brutale de l'inactivation.

Et si maintenant nous revenons à nos diagrammes, ceux par exemple de D. gonocephala, nous sommes en droit d'assimiler la population de l'ensemble du biotope à un "super-individu collectif", pour lequel le nombre de Planaires et leur activité reproductrice font figure d'"indices de croissance" (démographique). Que l'on considère

alors la totalité de ce super-individu, soumis en différentes saisons à des niveaux différents de température, ou bien encore ses "métamères" successifs (les stations), disposés l'été dans un gradient thermique croissant amont-aval, on devrait retrouver le type de relation évoqué plus haut. Or il en est bien ainsi ; en particulier la répartition du peuplement au long du biotope semble objectiver parfaitement la relation température-croissance :

- 1^o) du côté des plus basses températures estivales, Planaires paresseuses et clairsemées comme vivant "au ralenti" : marche-frontière d'amont plus ou moins étendue ;
- 2^o) puis en descendant le cours de la rivière, à mesure que dans l'eau l'été se fait davantage sentir, la population, vivace, se multiplie de façon géométrique : optimum du biotope ;
- 3^o) enfin les températures capables d'exacerber l'inactivation sont atteintes, et le biotope s'interrompt brutalement après une courte marche-frontière d'aval.

Mais si un biotope spécifique pris au hasard constitue bien par sa population et son évolution le reflet objectif d'une loi biochimique très générale, comment pourrait-il encore être l'effet d'un principe directeur sténo-eurythermique si particulier que les écologistes sont seuls à en connaître ?

VI. Pour terminer enfin sur ces diagrammes, n'y figurent que les "marches-frontières" du biotope dans l'espace quoiqu'elles aient dans le temps leurs homologues exacts, les périodes de dépression biologique au cours de l'évolution saisonnière : mois d'hiver que nous avons dit "prolonger" vers les basses températures les limites d'amont, et plein-été qui pour les stations les plus avancées d'un biotope interrompt d'une pause l'essor biologique (rythme à 4 temps). Le parallèle peut se poursuivre : lieu ou temps, d'évolution ébauchée et d'involution, flanquent comme garde-corps cette zone ou époque d'expansion

biologique et démographique maxima : "l'optimum du biotope" ; mais la même dissymétrie que nous avons notée entre limites d'amont et d'aval se retrouve entre un plancher hivernal très progressivement gradué et non létal même à l'acmé de sa profondeur (en aval), et un plafond estival si volontiers fauteur d'involution temporaire puis d'éviction radi-cale, en quelques degrés^{*}.

*

En définitive, les diagrammes nous auront montré essentiellement une faune soumise à l'influence des conditions thermiques ambiantes, et le manifestant de façon organique par son implantation, selon des lois très générales admises de tous qui régissent aussi son évolution saisonnière biologique et démographique. La seule différence remarquée entre les diverses espèces, leur répartition étagée dans les cours d'eau, peut s'expliquer simplement par une adaptation spécifique de chacune à des niveaux de température différant à peine de quelques degrés : constatation des plus banales en faunistique. Cette thermophilie, variable, simple décalage biologique des espèces, apparaîtrait ainsi comme la condition nécessaire et suffisante des décalages biogéographiques observés^{**} : redite sans doute, et confirmation de précédentes conclusions, mais de la sorte la distribution hydrographique des

* La discordance totale des **diagrammes hivernaux** pour les biotopes spécifiques de différentes rivières n'est que l'expression plus accentuée de la tendance déjà reconnue dans les limites amont relativement aux limites aval : plus la température s'abaisse en effet plus les "chiffres" perdent d'importance en regard de la biologie, car la pente de la courbe d'activité (fig. 7) s'abaisse vers l'horizontale. A chaud un degré peut tuer, à froid dix degrés suffisent à peine.

** Leloup (P. 79), en attribuant l'étagement des espèces aux températures maxima supportées par chacune, ne dit pas autre chose ; encore que l'accent soit mis là davantage sur l'aspect négatif des besoins spécifiques des différentes Planaires.

Planaires ne ferait en rien exception au principe déjà induit des autres aspects de la distribution, quant au mode d'action du facteur Température.

Et l'expérimentation parachèvera la démonstration.

II - EXPERIMENTATION SUR LE FACTEUR TEMPERATURE

- Tous les élevages qui vont être sommairement relatés ici ont été réalisés en eau de source (Verdus), non agitée le plus souvent en particulier pour les élevages à froid maintenus au frigidaire, et renouvelée trois fois par semaine ; repas de Gammarus selon ce même rythme.

- Les températures d'expérimentation ont été choisies en fonction des données de l'observation écologique (diagrammes climatiques), compte tenu aussi de nos possibilités matérielles très pauvres :

... - les deux niveaux thermiques habituels dans les élevages : (19-21°) et (8-10°), sont ceux couramment observés en été et en hiver au kilomètre 4 de la Buèges (stations VI à IX, in fig. 12-a et b), c'est-à-dire encore dans cette portion du cours de la rivière qui voit la manifestation la plus extrême de P. felina, les débuts timides des 2 Planaires asexuées d'aval, et la seconde moitié du biotope de D. gonocephala. Autant dire que ces deux niveaux, parfaitement compatibles dans la nature avec la présence de cette dernière Planaire, sont "limites" en des sens opposés pour les trois autres (fig. 2 et 6).

... - la variation thermique d'environ dix degrés, réalisée dans les élevages selon un rythme tri-hebdomadaire, et successivement dans un sens (en quelques secondes) puis dans l'autre (en

quelques heures) pour revenir à la température initiale, surenchéris-
sait de beaucoup sauf par l'amplitude sur ce qu'il est possible d'ob-
server dans la nature.

Une telle amplitude (mais non pas une telle périodicité) a
cours en un cycle annuel aux stations V-VI de la Buèges (fig. 12) c'est-
à-dire en plein biotope de D. gonocephala mais à la pointe la plus
avancée de celui de P. felina ; elle est monnaie courante encore, et
pour la seule saison chaude, dans les biotopes de D. tigrina et D. sub-
tentaculata (Buèges X-XI : fig. 12, et Hérault fig. 16).

I - Première catégorie d'expériences : De l'absence d'effets

de la VARIATION THERMIQUE "en soi"

Expérience 01.06.63^(*)

Activité et croissance normales pour une Planaire d'amont
élevée en eurythermie froide.

- 40 P. felina du Verdus, taille 6 x 0,5 mm, réparties en 4 bocaux
hermétiques de 1 litre, placés à l'obscurité, au frigidaire : tempé-
rature finale 6-9° - L'eau de renouvellement (trois fois par semai-
ne) est à 17-20°, ce qui représente un réchauffement brutal de l'ordre
de 10°, avec retour après quelques heures au froid initial Durée de
l'élevage : 45 jours.

- Résultats :

- 1°) le changement d'eau est suivi d'une intense activité
des Planaires, beaucoup moins marquée et durable si cette eau de renou-
vellement est à 9°.

* Annexe XVI : Index récapitulatif des expériences citées.

- 2°) la taille en fin d'élevage a doublé : 10-12 2 mm.

- En bref : aucun effet létal, bien au contraire la croissance se déroule tout à fait normalement, et le réchauffement même rapide paraît plutôt favoriser l'activité sensitivo-motrice. Pourtant des variations thermiques d'une telle ampleur (10 degrés) et bien moins fréquentes et brutales semblent dans la nature à l'extrême limite du supportable pour l'espèce étudiée, la plus sténotherme de toutes (fig. 6), si l'on en croit nos graphiques.

Expérience 01.04.63

Activités et croissances comparées de deux espèces d'amont élevées en eurythermie froide.

- Même dispositif expérimental, mais 7 P. felina + 7 D. gonocephala par bocal (toutes de taille inférieure à 6 mm) - température de l'eau de renouvellement 13-15°, finale 6-8°, soit des oscillations tri-hebdomadaires de 7°.

- Résultats :

- 1°) en eau à 8°, après agitation : P. felina est relativement excitable et active, D. gonocephala léthargique ou lente - Le renouvellement soudain par de l'eau à 14° stimule de façon intense les deux Planaires, au contraire de tout effet nuisible apparent.

- 2°) après 60 jours, taille doublée pour P. felina (passée de 4 à 8 mm), à peine augmentée pour D. gonocephala (passée de 4 à 5 mm).

- En bref : l'eurythermie froide semblerait ici nuisible (croissance, activité)... MAIS pour la plus "eurytherme" des deux Planaires, justement coutumière de variations supérieures dans son biotope ; en outre

un brusque réchauffement se montre capable en l'occurrence de la revigorer ! Dont il faut bien induire que c'est le froid et non l'eurythermie, inégalement supporté par les 2 espèces, qui porte la responsabilité des effets maléfiques observés etc, etc...

*

- Et nous concluons par la négative à la première question posée, celle de l'influence de la variation thermique "en soi" : même fréquente, brutale et de grande amplitude, celle-ci ne laisse-t-elle pas indifférente l'espèce réputée la plus "sténotherme" ? et quand en expérience elle paraît affecter une espèce plus eurytherme in vivo c'est avec évidence parce que la température moyenne se situe pour cette Planaire à un niveau hivernal.

*

II - Seconde catégorie d'expériences : de l'influence différenciée
selon les espèces du NIVEAU THERMIQUE

Expérience 21.12.63

Différence de mortalité à 0° pour des Planaires d'amont
et d'aval.*

- 2 cristallisoirs de 8 litres d'eau de source, non agitée et peu aérée, exposés en milieu extérieur aux vents et gelées de décembre ; dans chacun, 10 P. felina du Lez et 10 D. subtentaculata de l'Hérault, taille moyenne 10 mm, non alimentées.

- Résultats :

- 1°) au 4ème jour (le 25 décembre) après neige et gel, 1 à 2 cm de glace recouvrent la surface, avec eau sous-jacente à 0°,4 -

* cf. Exp. 19.11.63 in 3.2.1. et tableau 25-c.

Trois P. felina sont prises dans la glace ; les autres ont un aspect maladif, "chiffonné", inerte, avec protrusion du pharynx. D. subtentaculata : toutes mortes et désagrégées, à l'exception d'une seule, inerte.

L'élevage est alors porté à l'intérieur (+ 5°) : réchauffement très progressif, étale sur plus de 24 heures.

- 2°) Au 7ème jour et au 13ème jour : eau à 4-5° - P. felina vivantes à 95 % (19 sur 20), d'aspect redevenu subnormal, très lentes mais excitables cependant par agitation de l'eau ; deux des trois Planaires prises dans la glace ont donc survécu. D. subtentaculata par contre a totalement disparu.

- En bref : Une température exceptionnellement basse (voisine de 0°) permet la survie d'une Planaire "sténotherme" d'amont, mais fait disparaître une espèce "eurytherme", plus coutumière cependant du froid en hiver (?). Or nous venons de voir précédemment qu'au voisinage de 10° la même Planaire "sténotherme" était active et se développait normalement ; qu'en est-il pour celle d'Aval ? ...

Expérience 04.07.62

Biologie et Physiologie comparée à 9° et 21° pour une Planaire d'aval.

- 28 D. subtentaculata de l'Hérault, réparties en 4 bocaux de un litre, moitié à 8-10°, moitié à 20-22° - durée de l'élevage : 28 jours - repas de Gammarus et changements d'eau tri-hebdomadaires.

- Résultats :

- 1°) D. subtentaculata, léthargique, est peu excitable à 9°, très excitable et longuement active à 21°. (stimuli : lumière,

agitation de l'eau, repas ...) ; anorexique à froid, vorace à chaud (dès l'apport de nourriture) etc...

- 2^o) taille stationnaire à froid (15 x 2 mm), doublée à chaud, en 28 jours, pour quelques gros individus non divisés récemment (25 x 2 mm).

- 3^o) aucune division à froid, nombreuses fissions à chaud (nombre initial de Planaires doublé ou triplé).

- Bref, dans sa physiologie (activité), sa biologie (croissance) et sa démographie (pullulation), une Planaire d'aval vit et se développe à 20^o (été) mais reste dans l'expectative à 9^o (hiver) et meurt rapidement vers zéro degré - La Planaire sténotherme opposée faisant bien de même... mais à des niveaux thermiques correspondants inférieurs de quelques degrés.

Expériences 23.11.63 - 30.09.63 et 29.09.63

Physiologie comparée (tropisme) de Planaires d'amont et d'aval, à 19^o.

- Dans ces expériences sur lesquelles nous reviendrons^{*}, on créait entre deux cristallisoirs de 8 litres mis en communication par un siphon une différence de composition chimique génératrice de tropisme - 20 Planaires de part et d'autre au départ étaient à nouveau dénombrées après 1 à 3 jours - eau à 18-20^o, agitée et aérée.

- Résultats (pour l'ensemble des 3 expériences) :

- 1^o) avec une population mixte de D. gonocephala (1/3) et D. subtentaculata (2/3) : bonne activité et faible mortalité ; sur

* relatées en détail in 3^{ème} partie - chap. 2, et tableaux 25 a et b.

23 essais de tropisme, 19 soit 80 % sont positifs plus ou moins fortement.

- 2^o) avec une population de P. felina : tendance à la léthargie, morbidité et mortalité élevées ; sur 10 essais de tropisme, 4 soit 40 % sont médiocrement positifs et les autres négatifs.

- Bref, la physiologie (tropisme, activité) tient le même langage que la biologie (morbidité, mortalité) : une Planaire d'amont est profondément affectée par les températures frontalières d'été de son biotope (19^o), fussent-elles invariables : températures dont s'acc_omodent parfaitement deux espèces situées plus en aval.

- Nous avons alors essayé de chiffrer la résistance de différentes espèces placées à différentes températures dans les mêmes conditions défavorables.

Expérience 12.09.62

Taux respectifs de mortalité inversés à 10^o et 20^o pour des Planaires d'amont et d'aval.*

- Environ 70 Planaires réparties en 12 bocaux de 1 litre à fermeture hermétique, les uns à température de 8-10^o, les autres à 19-21^o - Elevage durant 45 jours - Par bocal, 3 P. felina et 3 D. subtentaculata : élevage à peuplement constant, les morts étant remplacés nombre pour nombre au fur et à mesure. Diverses conditions défavorables sont facteurs de mortalité : l'agitation de l'eau nulle à froid et épisodique à chaud, la fréquence insuffisante de son renouvellement, d'où souillure par les aliments, manque d'oxygène à chaud, etc...

* relatée en détail in 3^{ème} partie, chap. 3 (3.3.1), et fig. 28.

- Résultats : indices de mortalité, pour 100 Planaires en un jour d'élevage ; ces pourcentages sont établis à partir de chiffres totaux de l'ordre de 200 à 400 journées-Planaires (Nb jours d'élevage x Nb Planaires).

- à 9° : mortalité globale 2,6 %

... dont 2,1 % pour P. felina et

3,2 % pour D. subtentaculata

- à 20° : mortalité 8,1 %

... dont 13,1 % pour P. felina et

3,5 % pour D. subtentaculata

... D'où l'on doit conclure :

- 1°) que les températures estivales aggravent des conditions d'élevage défavorables : mortalité 3 fois plus forte à 20° qu'à 9°.

- 2°) mais que, à conditions égales pour les deux espèces, celle d'amont est la plus fragile à chaud, celle d'aval à froid : signes d'une adaptation à des climats différents (mortalités respectives inversées).

- 3°) On remarquera enfin l'action létale très dissemblable de ces deux niveaux thermiques frontaliers, limites d'Aval pour P. felina, d'Amont pour D. subtentaculata (fig. 6). Si l'on retient des expériences qui ont précédé que la première espèce survit et vit mieux aux basses températures, et de même pour la seconde à un niveau thermique plus élevé, on pourrait considérer comme caractéristique des conditions d'élevages défectueuses le chiffre de mortalité de l'espèce "adaptée" ; relativement à ce chiffre de base on constate alors qu'à froid D. subtentaculata a 50 % de morts en plus, tandis qu'à chaud P. felina en a 300 % de plus. Compte tenu du fait que dans les deux

cas il s'agit de températures limitantes, "symétriques" donc par rapport à l'optimum thermique du biotope, on vérifie ainsi combien l'excès thermique est plus brutalement meurtrier que des températures insuffisantes (1ère partie du chapitre).

*

Et les conclusions d'ensemble de cette expérimentation ne nous sembleront pas nouvelles, si la méthode pour y parvenir, expérimentale, l'était :

- 1^o) Une eurythermie, plus soudaine encore et importante que dans les conditions naturelles - mais avec un niveau thermique moyen inférieur à 10^o - ne s'est en rien révélée nuisible à la Planaire "sténotherme", non plus qu'une sténothermie suffisamment chaude (à 20^o) ne portait préjudice à la Planaire "eurytherme".

Absence d'influence par conséquent des VARIATIONS THERMIQUES en elles-mêmes.

- 2^o) Possibilités relatives supérieures de survie, de développement, d'activité... vers 10^o pour P. felina, sublétale vers 20^o ; et de même vers 20^o pour D. subtentaculata, qui sent venir la mort au-dessous de 10^o ; entre les deux, D. gonocephala...

Donc adaptation des diverses espèces* à des NIVEAUX THERMIQUES légèrement décalés les uns par rapport aux autres.

* La réponse demeure identique quels que soient les critères choisis :
- PHYSIOLOGIQUES : excitabilité (par stimulus mécanique : agitation de l'eau, ... physique : lumière, ... chimique : aliment, CO₂ dissous...) activité motrice : rapidité, durée, voracité, tropisme). - BIOLOGIQUES : mortalité, croissance, reproduction (fission), ... - DEMOGRAPHIQUES : abondance du peuplement, ... etc.

Et cette thermophilie différenciée peut bien constituer la clef de voûte et rendre compte de toute distribution biogéographique.

*

III - DERNIER REQUISITOIRE CONTRE LE PRINCIPE STENO-EURYTHERMIQUE DE
DISTRIBUTION ET CONCLUSIONS GENERALES
SUR L'ACTION DU FACTEUR TEMPERATURE.

- Le dossier nous semble maintenant complet et probant qui rassemble en un faisceau convergent les observations sur la distribution des Planaires et leur évolution saisonnière, l'analyse des conditions thermiques dans leurs biotopes, enfin une expérimentation sur les effets différenciés du facteur Température.

- Nous avons dénoncé le paradoxe d'une distribution hydrographique informée par un principe directeur autre que celui qui préside à la distribution pourtant fort comparable fonction de la latitude ou l'altitude. Paradoxale aussi d'ailleurs cette importance singulière accordée par les auteurs à l'amplitude de la variation thermique dans l'écologie de la faune des seules eaux (douces), quand une zonalité climatérique de type progressif (niveau thermique croissant) semble partout prévaloir en biogéographie terrestre.

- Notre expérimentation effectivement, pas plus que l'analyse des diagrammes, n'a prouvé la sensibilité de Polycelis felina à toutes les oscillations de la température en aval, mais à celles seulement qui atteignent des chiffres supérieurs ; en quoi il fallait lire à coup sûr la crainte des excès bien plus que des oscillations thermiques en elles-mêmes, si amples soient-elles. Et ceci vaut encore pour toutes limites "aval" des biotopes des diverses espèces.

- A l'autre pôle de ces biotopes, nous nous sommes demandé en quoi un climat plus "égal" pouvait faire obstacle à l'extension d'une Planaire "eurytherme". Parce qu'elle est habituée des variations thermiques extrêmes ? Vain prétexte ; la chose paraît foncièrement illogique, et l'on pourrait multiplier les observations qui comme les précédentes expériences affirment l'absence d'hostilité des "eurythermes" à l'égard de certains régimes sténothermes. Ainsi par exemple Dugesia gonocephala ne pourrait remonter la Buèges en deçà de la cote 1 300 (11-18°) - une seule fois en 3 ans, nous en avons trouvé un exemplaire fourvoyé plus en amont - et vivoterait péniblement à la source du Verdus (13°5), par refus de la sténothermie (?) ; elle abonde cependant et ses oeufs surabondent à la source parfaitement sténotherme du Buis (15°). Et cette même source du Buis, tout comme d'autres riveraines de l'Hérault, serait "interdite" à D. tigrina et D. subtentaculata qui à quelques mètres d'elle évoluent dans le fleuve, par suite encore de sa sténothermie ? Pourtant une source thermale à 21°5, près de Montpeyroux, n'héberge qu'une seule espèce de Planaires, D. subtentaculata précisément.*

Cette dernière source de Montpeyroux en particulier, sise à 2 km au Sud de ce village près du ruisseau de Lagamas, nous paraît exemplaire.** Elle est en réalité géminée : deux exurgences, distantes de quelques dizaines de mètres, confluent sitôt que nées, très voisines dans leur composition chimique mais différentes cependant par l'origine. La plus en amont, et la moins abondante, sourd de limons quaternaires, avec le Causse à l'arrière plan ; température 14-16° dans son ruisselet, et Polycelis felina. Trente mètres plus loin la seconde la rejoint, au débit bien plus abondant, et qui affiche une température de 21°5 en rapport probable avec la proximité de l'éruptif fréquent dans cette

* cf. BENAZZI, 1955, p. 153.

** feuille IGN 1/50 000 "Lodève" - UTM 410, 365.

région du Lodévois (fig. 3) ; elle abrite, de même que le ruisseau commun, Dugesia subtentaculata. Or au confluent, quelques décimètres réalisent pour l'une et l'autre Planaire une barrière infranchissable dans les deux sens ; insurmontable sans aucun doute le décalage de 5 ou 6° , mais non une quelconque différence de régime thermique, puisque aussi bien les deux sources sont sténothermes.

- Ces quelques observations manifestent, tout comme l'analyse graphique et l'expérimentation, que l'obstacle rencontré par les Planaires d'aval dans l'extension vers l'amont de leur biotopes ne réside pas dans la constance thermique des sources, non plus même que dans un niveau trop bas de leur température (D. gonocephala affronte bien dans ses biotopes de Buèges ou Verdus des températures hivernales très inférieures et D. subtentaculata a fortiori dans l'Hérault), mais dans les deux ensembles : dans la persistance à longueur d'année de températures insuffisantes pour leurs besoins. D. subtentaculata ne craint ni la "sténothermie" ni les températures trop basses, mais pourrait-on dire leur conjonction : la permanence d'un climat qui pour n'être point léthal dans l'immédiat entrave - ce qui revient au même - la moindre velléité d'expansion physiologique et biologique. L'évolution saisonnière, la distribution selon l'altitude ne nous ont-elles pas montré en effet, selon que les basses températures étaient permanentes ou périodiques, l'absence non moins permanente ou périodique de la Planaire d'aval ?

Sous couvert de réfutation de l'eury-sténothermie, nous venons une nouvelle fois de mettre en valeur de façon concrète un trait fondamental par quoi se distinguent les "températures limitantes" supérieures et inférieures d'un biotope : l'adjonction nécessaire ou non de l'élément durée. Obstacle à l'extension vers l'aval en effet : l'excès thermique (estival), c'est-à-dire des chiffres de température ;

obstacle vers l'amont : la constance dans le défaut. Là, une action létale rapide et sans appel autorisait à faire abstraction du temps ; ici, cette "quatrième dimension" s'adjoint de façon impérative à la notion de niveau thermique : la durée obvie à la mollesse de "l'ange exterminateur", et parachève pour l'espèce (agénésie) la même interdiction que réalisaient pour les individus les chaleurs excessives.

- Le qualificatif de sténotherme encore appliqué à certaines Planaires peut donner à croire que celles-ci moins que celles-là supportent les variations importantes, nécessitent davantage une ambiance thermique restreinte. En première approximation, il n'en est rien : P. felina donnait des signes de souffrance biologique et physiologique vers 18-20° (exp.), pullulait à la source du Lez à 16° (obs.), montrait une vitalité encore satisfaisante vers 8-12° et frôlait la mort dans une eau partiellement gelée (exp.), autrement dit disposait pour vivre de façon plus ou moins heureuse d'une marge d'une vingtaine de degrés entre les deux températures supérieures et inférieures létales à brève échéance. Mais à l'autre extrémité du cours d'eau, D. subtentaculata a été vue morte et désagrégée à zéro degré (exp.) quasi absente en hiver de l'Hérault et de la Buèges au-dessous de 10° (obs.) et biologiquement "au point mort" (exp.), elle se reproduisait et grouillait vers 20° pour ne commencer à souffrir qu'au delà de 26° (obs.) ; bref, la même latitude d'une vingtaine de degrés entre les extrêmes tolérables, la même "hauteur de plafond" dans sa

* Nous n'avions donc point tort de parler de "climat" à propos des températures limites inférieures des biotopes, ce terme impliquant bien la dimension chronologique.

demeure, à la différence "d'étage" près : un décalage vers la chaleur de 7° à 8° (thermophilie).

*

- Est-ce à dire en définitive que les qualificatifs de sténotherme et d'eurytherme soient bons à pendre au musée des horreurs ? Notre réponse diffèrera ici selon l'objet auquel on les voudra appliquer.

Oui certainement ces vocables sont à proscrire si l'on en veut affubler les Planaires étagées dans un ruisseau : d'après ce qui précède, leur tolérance aux écarts de température est comparable, au niveau près, et l'étagement relève d'autre cause. Dans ce cas précis, seul le climatologue devrait en faire usage et non l'écologiste, pour désigner des régimes thermiques qui ont réellement cours en l'une et l'autre zone du ruisseau.

Il n'est par contre pas exclu que certaines espèces de Planaires plus que d'autres aient une latitude étendue en regard de l'échelle thermique, soient capables de vivre et de se reproduire à des températures plus diversifiées. A celles-là seulement, et par contraste avec les quatre espèces objet de notre sollicitude, pourrait s'appliquer de façon judicieuse la qualification d'eurytherme ; laquelle ne se manifesterait pas alors, géographiquement, par une implantation plus encore déportée vers l'extrême aval (étagement), mais bien par une plus grande ubiquité, selon la latitude et l'altitude, et dans le réseau hydrographique.

Pour avoir envisagé cette éventualité* nous n'avons pas jugé bon cependant de l'approfondir ici.

Ainsi s'achèvera notre réquisitoire contre la sténourythermie.

* Le qualificatif "d'eurytherme" nous semblerait pouvoir - encore n'est-ce pas certain - s'appliquer avec plus de bonheur à des Planaires telles que Dendrocoelum lacteum ou Dugesia lugubris. Nous avons vu cette dernière en particulier pondre des oeufs à la source du Cabrier (14°) et dans l'Hérault à 24°, soit à des températures différant entre elles de 10° : témoignage d'une aptitude bien plus grande que celle de D. gonocephala, avec qui elle cohabite dans les sources, à vivre et à se reproduire en des conditions thermiques très variées.

En réalité, la différence serait peut-être moindre qu'il n'apparaît à première vue si l'on considère la "super-espèce" D. gonocephala (BENAZZI, 1955), englobant D. subtentaculata : elle coexiste avec D. lugubris, et se reproduit comme elle à la fois dans le fleuve et dans ses sources riveraines, c'est-à-dire dans des niveaux climatiques très différents. Pour D. gonocephala, une adaptation (ou pré-adaptation) du germen (VANDEL, 1925) a abouti à la disjonction de la "super-espèce" en des races sexuées et des races asexuées, respectivement distribuées dans les zones froides et chaudes du "super-biotope". L'adaptation au climat de D. lugubris au contraire n'apparaît que quantitative (taille), réversible : somatique ; les D. lugubris de l'Hérault en effet et leurs oeufs sont 2 à 3 fois plus petits (taille 10 mm, rares oeufs de 1 mm) que leurs pareils des sources riveraines plus fraîches (20 mm, oeufs de 3 mm). Bref, à la sexualité près, le même processus de "miniaturisation" frappe les deux espèces à haute température.

En définitive, et dans cette perspective, toutes deux seraient également "eurytherme" (c'est-à-dire capables d'une certaine latitude dans l'ambiance thermique), ne se distinguant que sur un point : la thermolabilité plus ou moins grande de leur fonction sexuée de reproduction.

POUR SERVIR DE CONCLUSION ...

à l'ensemble de ces deux chapitres, il nous paraît que l'action du facteur étudié pourrait ainsi se résumer, en 3 points :

- 1^o) La température exerce sur les Planaires une influence déterminante en réglant l'intensité des multiples réactions bio-chimiques à l'origine de tous leurs phénomènes vitaux. Pour une certaine zone de températures appropriées (optimum thermique), la Planaire sera au maximum excitable et active... (physiologie), le métabolisme, le développement, la reproduction... s'effectueront au mieux (biologie), et la population comptera le plus grand nombre possible d'individus pour les diverses conditions existantes (démographie)...*

- 2^o) L'action de ce facteur s'exerce dans un cadre assez étroitement défini : températures limitantes, supérieures ("plafond") et inférieures ("plancher") - Mais alors que les premières entraînent en quelques degrés la mort, les secondes réduisent progressivement l'animal à un état de vie ralentie : hibernation, pour ne le tuer qu'à un niveau très inférieur. (courbe fig. 7) - "Frein au Nord, Danger au Midi"...

Ceci explique que ce soit les conditions thermiques de la seule saison chaude et non de tout le cycle annuel qui règlent dans une rivière l'extension d'un biotope spécifique ; quand celles d'hiver en effet jouent un rôle purement négatif de mise "entre parenthèse" : d'inhibition, sans pouvoir aller toutefois jusqu'à l'extinction radicale, celles d'été ont seules une action positive : en atteignant un

* cf. ABELOOS...

niveau thermique nécessaire et suffisant pour réveiller la "Belle au bois dormant" (: limites d'amont) ou, par delà un optimum, des chiffres excessifs au point de la tuer sans merci (: limites d'aval).

- 3^e) Le fait enfin que les différentes espèces de Planaires d'eaux courantes sont adaptées chacune à des températures de niveau légèrement décalé, a pour conséquence un étagement biogéographique chaque fois qu'existe une zonation climatique impliquant ces températures (latitude, altitude, cours d'eau en saison chaude...).

C'est dire là qu'aucune soi-disant sténo- ou eurythermie n'intervient à l'origine des séries faunistiques observées dans les cours d'eau. Et si certaines espèces existent qui admettent plus de latitude dans leurs conditions thermiques ambiantes que les Planaires étudiées ici, celles-là seulement, encore qu'hypothétiques auront droit véritablement au qualificatif "eurytherme", qui seront reconnues à ce signe : leur plus grande ubiquité.

Observations et Expériences à venir seront nourries de ces notions.

CHAPITRE TROISIEME :

LE FACTEUR COURANT

-
- 1^o) Quelques aspects de la rhéophilie des Planaires, et variations selon les espèces, selon l'état physiologique...
 - Applications... à l'écologie : distribution - ... aux élevages et expériences : nécessité sous peine de nuisance, et d'erreur dans l'interprétation.
 - 2^o) Hypothèses sur le mode d'action du courant : ... d'un mécanisme neurotrope.
 - effets sur l'excitabilité et la motricité : tonus.
 - conditionnement d'une activité sensitivo-motrice : tropisme.
 - l'adaptation aux conditions de courant : habitus,
... différents pour des Planaires rhéophiles et limnadophiles.
 - 3^o) Hypothèses sur le mode d'action du courant : ... d'un mécanisme dermotrope.
 - Végétaux rhéophiles, et rôle du courant dans leurs échanges.
 - Loi de Fick sur la diffusion, et respiration des Planaires.
 - Action favorable du courant sur la croissance (métabolisme).

Conclusion et Bilan :

- Intrication probable des deux mécanismes envisagés.
 - Rôle du courant dans la distribution, comme tonique sensitivo-moteur, comme paramètre indispensable de la respiration des Planaires.
-

Notre propos n'est point de faire ici une étude approfondie de ce second facteur écologique que les auteurs placent quant à l'importance pour les Planaires tout aussitôt après la température, mais seulement de préciser par quelques observations et expériences son influence, et peut-être le mécanisme de son action.

I - QUELQUES ASPECTS DE LA RHEOPHILIE
DES PLANAIRE D'EAUX COURANTES

OBSERVATIONS

- Les Planaires sont SENSIBLES au courant. L'anatomiste décrit chez certaines des formations sensorielles céphaliques rhéosensibles,* dont le physiologiste pourrait induire l'existence de l'observation par exemple d'une Planaire en déplacement vers un gammare sectionné d'un coup de pince : avant tout contact, ne réagit-elle pas violemment aux ruades de l'animal agonisant ? De même il nous était tout à fait exceptionnel en élevage d'avoir des animaux blessés par les agitateurs magnétiques tournant pourtant à vive allure et capables de les déchiqueter : si d'aventure une Planaire s'approchait, on la voyait se détourner au dernier moment comme avertie par les tourbillons de l'eau.

- L'observation écologique de très nombreuses stations nous a suggéré que, dans la série naturelle des espèces : Rhycolis felina, Dugesia gonocephala et D. subtentaculata-D. tigrina, le GOUT ou le BESOIN d'une eau courante décroissent grosso modo de la première à la dernière ; ce qui ne contredit pas l'opinion généralement admise. On pourrait peut-être penser qu'il s'agit là d'une simple coïncidence, sans corrélation aucune, entre la distribution de ces Planaires d'amont en aval qui dépend du climat et la pente générale aux allures d'hyperbole d'un quelconque cours d'eau, laquelle veut que son courant aille lui aussi décroissant dans l'ensemble de l'amont vers l'aval. Mais l'observation dément une telle interprétation, celle en particulier des microbiotopes innombrables où le courant en désaccord avec le schéma général ne s'accompagne pas de la Planaire autorisée par les conditions thermiques. Ainsi, pas de P. felina non plus que de D. gonocephala,

* HYMAN, 1951, p. 93.

les plus rhéophiles, dans des sources immobiles du fait d'un barrage de retenue artificiel ou naturel : ces Planaires n'apparaîtront aux sources du Lez et de la Buèges qu'au pied de tel barrage. ^{*}D. subtentaculata semble encore apprécier le courant (Mosson, rapides de l'Hérault, ruisseau permanent de la source du Buis...), mais au contraire des précédentes espèces admettra en certaines stations qu'il s'annule ou presque durant certaines périodes de l'année (Pont de Montferrier-sur-Lez : cote 6 200, nombreuses stations de l'Hérault...). De toutes, D. tigrina se révèle la plus limnadophile et rhéophobe, qui en aval prend soigneusement ses distances vis-à-vis de toute chute ou rapide.

Il y aurait donc plus qu'une coïncidence, une dépendance certaine entre courant et implantation.

*

EXPERIMENTATION

Deux expériences simples nous ont montré pour une des plus rhéophiles de nos Planaires sa crainte d'une eau immobile^{*}, et que ses exigences en matière de courant variaient selon son état physiologique.

Expérience 21.04.62

Dix D. gonocephala sont réparties entre deux cristallisoirs de 2 litres, mis en communication par un tube de verre (6 mm de diamètre) formant siphon et étroitement appliqué à ses extrémités contre les deux parois. Un goutte à goutte débitant 5 litres par jour alimente en eau de source l'un des cristallisoirs ; trop plein dans le second. Il

* cf. plus haut également, au paragraphe : Variation saisonnière(1.1.4), l'observation relative à la source du Cabrier.

existe ainsi un courant imperceptible (à peine plus d'une goutte par seconde) dans le tube de communication, mais aucun autre mouvement de l'eau dans les cristallisoirs. La température était d'environ 15°.

- Résultats : plus de la moitié des Planaires étaient journellement retrouvées immobilisées à l'intérieur du siphon, témoignant ainsi leur goût pour une eau en mouvement : rhéophilie.

*
Expérience 10.09.63

- 14 D. gonocephala âgées de 3 mois, réparties entre deux cristallisoirs de 8 litres (où elles cohabitent avec autant de P. felina) sont élevées pendant plusieurs mois. Eau à 15-10° renouvelée toutes les 48 heures ; repas de gammarus au même rythme. L'agitation de l'eau est assurée en permanence (fig. 11 et 24) :

- 1°) par un barreau magnétique de 25 mm, en position excentrique dans le fond du cristallisoir et maintenu en rotation rapide par un moteur extérieur (agitateur pour titrimétrie) ;

- 2°) par trois flotteurs fixes immergés d'orientations diverses, sous jacents à un couvercle en contact avec la surface de l'eau et faisant office de contre-courant (principe d'une machine à laver). Les mouvements tourbillonnaires obtenus, non systématisables, mais que l'adjonction à l'eau de microparticules en suspension permet d'objectiver parfaitement, diminuent d'intensité à mesure que l'on s'éloigne de l'agitateur, dont la position tout comme celle des contre-courants a été fixée une fois pour toutes.

* Expérience reprise d'un autre point de vue et décrite en détail aux chapitres 2 et 3 de la 3ème partie, tabl. 26, et Annexe XIII.

- Résultats :

- 1^o) du 10.09 au 20.11 : période de croissance

Les Planaires observées trois fois par semaine sont trouvées de façon habituelle immobilisées en n'importe quel endroit du cristallisateur par rapport à l'agitateur, assez souvent cependant dans le voisinage du point, variable, où les aliments leur ont été donnés.

- 2^o) après le 20.11 : période de ponte

Tendance très nette alors des Planaires ovigères à se regrouper sur la paroi verticale à l'aplomb de l'agitateur, en une zone de tourbillons très vifs. Plus des 2/3 des cocons pondus le sont ainsi dans cette zone, ou sur le fond à proximité immédiate de l'agitateur ; on les voit osciller dans le courant comme goémons sous les lames. Après la ponte, les Planaires amincies se disposeront à nouveau de façon indifférente : (comme auparavant) tous lieux se valent pour elles.

L'élevage situé dans la pénombre s'éclairait par un unique soupirail : ne s'agissait-il pas d'un phototropisme ? Non, car dans les deux cristallisoirs la position de l'agitateur était inversée relativement à la source lumineuse et inverse aussi par rapport à elle la disposition des parturientes.

Une telle expérience démonstrative par conséquent d'une rhéophilie plus accentuée en période de ponte - le rapport nous paraît assuré avec des besoins d'oxygène accrus pour la Planaire gestante elle-même ou (et) ses embryons : tissus en voie de croissance à métabolisme élevé - confirmait de nombreuses observations : à Cent Fons, à la source du Buis... les oeufs de D. gonocephala s'accumulent à la face inférieure de pierres coiffant "comme par hasard" (?) quelque mouvement tourbillonnaire bien visible de l'eau.

APPLICATIONS

En bref, que retenir de ces quelques faits et gestes cités, en relation avec le courant, dont nous voulons seulement connaître ce qui pourrait interférer avec notre problème ? Essentiellement, ce que l'on en peut induire pour la Distribution des Planaires, et ce dont il faudra tenir compte dans les élevages et l'expérimentation :

- 1^o) La rhéophilie mise en évidence ici, différente selon les espèces ou les états physio-biologique, explique assurément certains aspects de la DISTRIBUTION des Planaires à l'intérieur de leur biotope climatique.

Ainsi des inégalités de répartition du peuplement dans un biotope donné : par exemple pour les espèces rhéophiles, les lacunes démographiques que l'on peut observer dans l'intervalle quasi immobile qui sépare deux rapides de la Buèges, du Lez ou du Verdus... ; par exemple pour D. gonocephala ces véritables maternités-couveuses, circonscrites par le dessous d'une dalle (Cent-Fons, source du Buis) : agglomérations singulières et grouillantes d'ovigères et de cocons, auxquelles le balayage par une veine d'eau courante semble bien tenir lieu de justification...

Ainsi encore les habitats distincts de chaque espèce dans une même station. D. lugubris-polychroa, connue pour sa rhéophobie, cohabite avec D. gonocephala ou P. felina dans les sources de Cent Fons, du Buis, du Cabrier, du Lez ; "cohabite", le terme ne va pas sans légère inexactitude : à la première de ces Planaires les eaux tranquilles, l'amont des barrages en particulier, aux deux autres à quelques mètres près les eaux rapides jouant parmi les pierres.

- 2^o) Bien entendu comme pour le facteur température, notion dans une station donnée d'un courant moyen, intermédiaire entre

des intensités maximale et minimale ; et pour chaque espèce aussi notion d'un optimum de courant compris entre deux intensités limites au delà ou en deçà desquelles l'effet s'avère désagréable sinon nuisible.*

Donc le courant indispensable plus ou moins dans les ELEVAGES risque par son excès et surtout son défaut de nuire gravement aux Planaires étudiées.

- 3^e) Il semble bien enfin que parfois - mais ici nous anticipons - quelque autre facteur écologique puisse venir s'interposer, et selon le cas contredire la rhéophilie ou être démenti par elle, donnant ainsi matière sur le terrain ou en expérience à des observations paradoxales : notion de CONCURRENCE ENTRE FACTEURS. Nous citerons plus loin des exemples où un facteur hydrochimique, le CO₂, semblera ici attirer P. felina ou D. gonocephala dans une eau sub-immobile, à l'écart d'une eau plus vive qui en d'autres lieux leur aurait mieux convenu, et là au contraire les repousser parce qu'une eau agitée aura en fait été préférée. Dans ces cas, l'erreur d'interprétation menace comme l'épée de Damoclès.

*

II - HYPOTHESES SUR LE MODE D'ACTION DU COURANT : ... d'un MECANISME NEUROTROPE
--

- Au laboratoire, c'est routine que de voir des Planaires somnolentes dans une eau immobile, et réveillées l'instant d'après par la mise en mouvement de l'eau. Dans deux élevages identiques sauf pour l'agitation,

* Rétrogradation devant le tourbillon de l'agitateur en élevage - cf. aussi les observations citées in la variation saisonnière : action néfaste des crues ou à l'inverse d'une chute gravissime de débit en été(1.1.4.)-

permanente ici grâce à un agitateur magnétique et là nulle, on observe que dans l'eau stagnante les Planaires somnolent plus fréquemment et en plus grand nombre ; ou bien encore qu'elles seront plus facilement réveillées et activées en eau agitée, c'est-à-dire plus excitables, par un éclairage intense, l'apport d'un repas de Gammarus sectionnés agonisants, etc...

- Dans la nature, P. felina, D. gonocephala, et même D. subtentaculata seront trouvées en mouvement si l'on soulève une pierre d'un rapide, vivaces ou fortement excitables par le contact de l'air, sinon toutes du moins en grand nombre. Dans une eau immobile au contraire, de même température, D. lugubris, D. tigrina ou la même D. subtentaculata restent pour la plupart immobiles en l'occurrence ou lentes à s'émouvoir.

- Pour le premier exemple cité du réveil de la Planaire par une mise en mouvement de l'eau, le courant paraît intervenir à la façon d'un quelconque excitant mécanique, comme n'importe quel stimulus lumineux, électrique, chimique... Mais dans les autres cas qui correspondent davantage aux conditions naturelles, l'excitation par le courant est prolongée dans le temps sinon permanente, et plutôt qu'elle ne déclenche alors une réponse motrice simple ou complexe, elle la facilite, renforce, entretient, à l'occasion d'autres stimulations extéro-^{*} ou proprioceptives.

Un tel état préparatoire ou d'appoint à l'activité sensitivo-motrice peut être qualifié de TONUS, et dans sa genèse le courant joue sans doute chez les Planaires un rôle comparable à celui assumé par exemple chez les Vertébrés par la gravité, dans le tonus d'attitude ou de soutien de leur activité cinétique.^{**}

* Selon l'acception de Sherrington (citée par Delmas J. et Delmas A., 1946).

** COSSA, 1942 : p. 468 et suivantes. - ... ou par la concentration urbaine dans l'activité psychique de l'homme (?).

*

Sensu stricto, le tonus consiste en un état de demi tension durable et non phasique, caractéristique principalement du muscle lisse mais aussi à un moindre degré des muscles striés dont il soutient l'activité clonique. Or dans les observations qui précèdent le courant nous est apparu favorable encore à une activité sensitive ou sensorielle, favorable aux automatismes (errance) c'est-à-dire à la mise en jeu simultanée des voies nerveuses centripètes et centrifuges ; un peu comme le sommeil à l'inverse assoupit tout à la fois le muscle et les sens.*

A trop insister sur la distinction avant tout didactique du sensitif et du moteur, on risque à coup sûr de méconnaître l'unité fondamentale de la fonction nerveuse, que le courant semble bien "mettre en éveil" dans sa totalité. N'est-ce point en effet un seul et même appareil qui différemment, selon la partie concernée, exprime un même état statique de pré-activité, de tonus sensu lato : tension pour l'effecteur musculaire, mais excitabilité supérieure pour un récepteur, et dynamogénisation, facilitation (sommation)... pour des centres nerveux périphériques ou névraxiques ? ...

Des expériences sur un chimiotropisme carbonique, qui seront relatées en détail,** ont été citées déjà au chapitre précédent pour montrer l'incidence sur la physiologie du facteur Température ; or le facteur Courant lui aussi s'est avéré capable dans la même expérimentation d'exercer un "droit de veto" sur les réactions tropiques, lesquelles supposent évidemment l'intégrité simultanée des fonctions de sensibilité et de motricité : de la chimio-sensibilité pour la perception de l'excitant spécifique, de la sensibilité proprioceptive et de la motricité musculo-ciliaire pour un déplacement coordonné et harmonieux.

* COSSA, p. 739...

** Chapitre II de la 3ème partie...

Expérience 23.11.63 (tableau 25 a)

- tropisme faible dans l'essai 4 après une panne bilatérale d'agitation.
- mouvement unilatéral de l'eau (ventilation) dans l'essai 1 : la rhéophilie inverse alors le comportement tropique habituel.

Expérience 30.09.63 (tableau 25 b)

- panne unilatérale d'agitation dans l'essai 4 : rhéophilie et chimiotropisme se contredisent et l'on n'observe aucun déplacement des Planaires.

Expérience 19.11.63 (tableau 25 c)

- absence bilatérale d'agitation dans tous les essais et réactions tropiques faibles : deux fois seulement en 7 essais, etc... etc...

Bref, le fait que le courant soit capable de favoriser séparément tantôt l'errance (automatisme moteur) et tantôt le réveil par un stimulus lumineux intense et soudain (excitabilité) autorise à penser ici que la carence ou la faiblesse des réactions tropiques, constatées en l'absence de courant, traduit une inhibition globale : portant à la fois sur les fonctions de sensibilité et de motricité. Aussi quand nous parlerons désormais du rôle tonifiant du courant pour les Planaires faudra-t-il l'entendre sensu lato : sur l'ensemble des fonctions nerveuses, tant sensibles que motrices, tant centrales que périphériques.

Et si maintenant nous comparons au cours de leur déplacement P. felina dans une eau courante et D. lugubris dans une eau stagnante, la première, rhéophile, apparaît aussi la plus rapide, avec les mouvements les plus vifs : corps longiligne , "tête chercheuse" en perpétuelle oscillation aux auricules dressés et agités etc... A l'opposé D. lugubris, rhéophobe, se déplace plus lentement, comme un mobile inerte (un stable !), corps céleste lancé sur son orbite ($\pi\lambda\acute{\alpha}\nu\eta\varsigma$) : aspect bréviligne et foliacé avec la tête et les auricules indistincts trop solidaires de la masse somatique compacte. Différence d'habitus...

On a parlé pour la faune torrenticole d'adaptation morphologique* au courant, mais avant que d'être anatomique, organique, cette adaptation n'est-elle point d'abord fonctionnelle, physiologique ? De fait des différences de tonus musculaire suffiraient presque à expliquer les différences d'aspect constatées chez les deux Planaires précédentes. Hypotonie chez D. lugubris : ce corps et la tête non singularisée qui s'étalent, sans saillies ni ondes de contraction, son déplacement par le seul mouvement ciliaire d'où s'ensuit une allure monolithique... Tonus élevé au contraire chez la Planaire rhéophile : et l'on observe la saillie du museau (D. gonocephala), les auricules pointés et vibrants, la tête dressée au-dessus du sol à l'instar de quelque reptile, le corps plus cylindrique et allongé aux flancs animés d'ondulations, pressé toujours de surajouter l'arpenage (musculaire) à la reptation (ciliaire)...

Mais que l'eau s'immobilise et P. felina perd bientôt sa vivacité, ses auricules s'émoussent, son déplacement devient moins ondulant : baisse du tonus. De même D. gonocephala assoupie montre un corps dilaté à l'extrême, étalé en ombrelle tête et corps confondus, imite à s'y méprendre celui de D. lugubris.

* Hubault, 1927 - Viviers, 1961...

Où prend fin chez ces Planaires la fonction occasionnelle pour s'instituer en organe, la réaction de circonstance pour s'inscrire dans une hérédité spécifique ? Intrication - Une chose du moins paraît assurée : que les habitus différents des rhéophiles et des rhéophobes tiennent au moins pour une part à des différences de tonus neuro-musculaire, conséquences elles-mêmes, au moins pour une part encore, du courant, selon un mécanisme neurotrope. Là non plus il ne s'agirait pas d'une simple coïncidence, mais bien d'une relation.

Et si l'on admet cette relation, que ces habitus (à la fois organique et fonctionnel) sont entre autres choses le reflet spécifique des conditions de courant, il convient de nous rappeler que nous avons vu la Température déterminer en priorité la distribution à grande échelle, et que l'amont d'un cours d'eau implique en général une pente, partant un courant, d'intensité supérieure dans l'ensemble à ce qu'ils sont en aval ; de sorte qu'une Planaire d'Amont, obligée pour raisons climatiques à cette implantation, n'a été sollicitée qu'après coup de s'adapter sous peine d'une vie étreinte au courant habituel, au lieu que sa consœur d'aval - toujours pour les mêmes raisons climatiques - a dû tout au contraire apprendre à se satisfaire d'eaux dormantes. Faut-il alors parler - non sans arrière pensées lamarckistes - d'une adaptation secondaire aux conditions de courant, rendue nécessaire par les exigences thermiques imprescriptibles... ou bien encore de pré-adaptation, laquelle aurait permis la "réussite" des espèces actuelles, au grand dam d'autres souches moins bien douées et non viables en la circonstance ? Toute réponse sur ces points de doctrine ne peut relever que du "système" ou de l'extrapolation ; nous nous satisferons donc de constater la corrélation actuelle de fait, étroite et harmonieuse qui existe entre les diverses espèces de Planaires et les conditions de température ainsi que de courant qui leurs correspondent, sans préjuger de la part prise respectivement dans la constitution de ces liens

par l'adaptation (ou la pré-adaptation) de l'être vivant (= processus actif) et par la sélection naturelle opérée par le milieu de vie (= processus passif).

III - HYPOTHESES SUR LE MODE D'ACTION DU COURANT :
... d'un MECANISME DERMOTROPE

La Planaire prend contact avec le milieu aquatique par son tégument, lequel n'est pas seulement organe sensible* : de relation neurologique, mais aussi organe partiellement perméable : de relation biochimique ; par lui s'opèrent en particulier les échanges des gaz aisément diffusibles qui interviennent dans la respiration, l'oxygène et le gaz carbonique. En quoi le courant pourrait-il influencer ces échanges avec le milieu, fondamentaux pour le métabolisme partant la biologie toute entière ? Nous l'avons tout d'abord demandé à une certaine microflore rhéophile, pour laquelle était exclu par hypothèse et construction le premier mécanisme envisagé, neurotrope, d'action du courant.

- Nous avons trouvé en effet dans le cours supérieur des ruisseaux une microflore, comparable sur ce point aux Planaires, que le courant influence selon toute apparence : algues rouges (Hildenbrandtia, Batrachospermum), vertes et bleues (Phormidium), mais aussi mousses banales (Cinclidotus), Hépatiques (Jungermanniales)..., qui surtout dans la position immergée semblent en relation avec le courant. Citons quelques observations démonstratives de cette rhéophilie végétale (fig. 8 et 19).

- a) Station II (côte 175) de la Buèges : A son niveau, le lit rocheux et de pente torrentielle se montre entièrement tapissé durant l'hiver 61-62 d'un très abondant chevelu végétal immergé : surtout Cinclidotus sp., Jungermannia sp., etc... Durant l'été 1962,

* ... et moteur.

exceptionnellement sec,^{*} le niveau baisse de façon considérable, ne laissant subsister qu'une sorte de chenal d'eau courante large d'un mètre qui serpente au milieu du lit, avec de part et d'autre des hauts fonds où le courant est à peine marqué. Net contraste des couleurs : chenal bien vert et luxuriant, mais végétation jaunie dans les eaux dormantes qui le bordent, quoique le pH et la température y soient semblables au dixième d'unité près.

- b) Station II (côte 80) du Verdus : Constatation au demeurant banale de deux détroits du ruisseau (0,30 x 0,20) entre des blocs rocheux ; entre eux une "mer de Marmara" de quelques mètres plus profonde et large (1,00 x 0,50). Le courant, violent dans les goulots, se ralentit notablement dans l'intervalle ; chevelus abondants de Cinclidotus immergés au niveau des étranglements, absence radicale par contre dans la zone plus calme, interposée.

- c) Station III (côte 150) du Verdus : à la jonction du ruisseau (côté amont) : élargi (1,20 x 0,25), avec en été un courant très affaibli, et du départ du canal d'irrigation (côté aval) : étroit (0,40 x 0,15), et parcouru en toutes saisons par un courant vif. P. felina trouve son gîte d'élection dans le canal, mais avec elle aussi l'algue rouge encroûtante Hildenbrandtia qui y macule largement les pierres de sa lèpre, tandis qu'en amont au contraire le ruisseau montre un lit blanchâtre aux galets à peine verdissants et sans Hildenbrandtia, avec de rares D. gonocephala. Mieux encore, sur les pierres mêmes du canal, la disposition "face au courant" de l'algue rouge (et d'autres épilithiques), son développement dégressif sur les plans de moins en moins affrontés au flux, nous paraissent symptômes très sûrs de rhéophilie (fig. 19).

* Météorologie : fig. VI.

- d) Les Stations d'aval du Verdus et de la Buèges : offrent au regard en certains endroits, surtout au Verdus, des vasques en tuf très caractéristiques, disposées en escalier où l'eau cascade. Le minéral donne au fond de ces bassins une teinte monochrome beige ou jaune-indien, mais des mousses chlorotiques frangent leurs bords d'une pauvre couronne : là seulement où l'eau déborde en un glissement rapide et pérenne la vie est possible pour le végétal, et cette vie même cependant que l'apex prolifère pétrifie à sa base et approfondit la vasque (conséquence de la consommation du CO_2 dans une eau bicarbonatée calcique incrustante). Bel exemple de dialectique : sans cette margelle point de mousse, mais sans la mousse point de margelle, le minéral s'entremet entre la vie et la mort du bryophyte qui s'engendrent mutuellement.

La présence d'autres Muscinées au sommet ou au déversoir des barrages de l'Hérault relève du même mécanisme : le goulot d'étranglement vertical, que constitue pour la masse liquide une crête de barrage, y garantit en toutes saisons un courant permanent.

*

- RHEOPHILIE donc d'une certaine flore immergée. Par ailleurs, comme nous l'exposerons plus loin, celle-ci consomme le CO_2 libre et le fer dissous de l'eau, et en apprécie des teneurs élevées. La mise en culture d'une algue bleue filamenteuse, rhéophile et avide de ces substances, nous a rendu manifestes les conséquences d'une absence de courant, et éclairé sur le mécanisme probable de son action dans les échanges d'un organisme vivant avec le milieu aquatique.

Expérience 09.09.63^{*}

- Des bocaux hermétiquement clos de 1 litre sont ensemencés chacun par un fragment de Juncus sp. enrobé de Phormidium sp., récolté en plein courant à la source du Verdus. Les eaux de culture, bicarbonatées calciques,^{**} diffèrent sur deux points seulement : des teneurs fortes ou faibles en CO₂ libre et en bicarbonate ferreux. Exposées au Nord, non agitées, de température : 16-20°, les cultures ont leur eau renouvelée chaque 24 ou 48 heures.

- Résultats (fig. 29) : Après 8 à 10 jours, le développement de l'algue et le dégagement d'oxygène résultant de son assimilation chlorophyllienne sont au maximum dans l'eau la plus riche en CO₂ et fer. On y constate alors :

... à l'oeil nu, qu'un important voile rouille d'hydroxyde ferrique colloïdal enrobe le feutrage de Phormidium développé sur la paroi latérale ; dépôt très réduit par ailleurs dans le bocal. Ce dépôt apparaît également minime dans un autre additionné de la même quantité de fer mais pauvre en CO₂.

... au microscope stéréoscopique, la présence de nombreux micro-cristaux de calcite au sein du feutrage.

- Interprétation

- 1°) du dépôt ferrique :

A la température de l'expérience, et dans l'eau de source utilisée non saturée en O₂, le fer ferreux se sur-oxyde assez lentement

* décrite en détail d'un autre point de vue in 3.4.2.

** source Rigal à Saint-Guilhem.

et floccule. L'intensité plus grande de ce processus au contact de l'algue traduit la suroxygénation de l'eau à ce niveau, suroxygénation qu'un brassage aurait dispersé comme paroles dans le vent. Par ailleurs, dans les milieux pauvres en CO_2 , l'assimilation chlorophyllienne et donc le dégagement d'oxygène sont réduits, aussi le voile ferrique ne se produit-il pas ou peu malgré la stagnation.

- 2°) du dépôt calcique :

Le bicarbonate de calcium est normalement instable dans une eau pauvre en CO_2 où il se décompose avec précipitation de carbonate insoluble. Mais notre culture riche en ce gaz semble exclure cette éventualité ; il faut donc penser que la microcristallisation au contact de l'algue manifeste qu'à ce niveau, où la plante consomme du CO_2 , l'eau immobile s'est surappauvrie au point d'en devenir incrustante. Là encore un tel processus n'aurait pu se produire si l'eau avait été agitée, c'est-à-dire renouvelée dans la proximité immédiate de l'algue.

Bref, du fait de l'immobilité de l'eau, et d'autant plus que les échanges sont intenses, la plante est entourée d'une aura sur-oxygénée et sous-carbonisée relativement à l'ensemble du liquide : elle a suscité dans son voisinage immédiat l'apparition de gradients de concentration. Et secondairement, tout se passe comme si Phormidium était cultivée dans une eau différente de l'eau primitive : elle n'a plus affaire aux concentrations réelles mais à celles intermédiaires entre milieu liquide et milieu intérieur qu'elle a elle-même provoquées alentour par ses rejets accumulés (d' O_2) et ses soustractions épuisantes (de CO_2).

En définitive l'immobilité de l'eau a pour conséquence de réduire ses possibilités d'échange pour les concentrations données.

Autrement dit encore, l'absence de courant équivaut à un appauvrissement "fonctionnel" du milieu en ses éléments consommés, un enrichissement en ses éléments détritiques : une eau stagnante est plus pauvre et plus toxique que la pareille, agitée.

Cette façon de voir paraît en accord avec la théorie. La loi de FICK sur la diffusion^{*} $dq = - DS \frac{dc}{dx} dt$, exprime que la rapidité de diffusion d'une substance $\frac{dq}{dt}$ (quantité diffusée par seconde) est fonction de son gradient de concentration $\frac{dc}{dx}$ (variation de la concentration par unité de distance) ; elle sera donc faible si "dc" est petit (culture de Phormidium dans une eau pauvre en CO_2), ou si "dx" est grand : ce qui se produit justement quand l'eau est immobile, car la distance s'accroît alors de l'être vivant à une eau de concentration non modifiée par sa présence.

- Dans le cas de l'assimilation chlorophyllienne de Phormidium, l'immobilité de l'eau équivalait à une moindre concentration en CO_2 , à une plus forte concentration en O_2 donc à une moindre teneur en Fer ferreux, etc...

Un même raisonnement appliqué aux échanges respiratoires, inverses, d'une Planaire nous fait conclure :

- 1^o) que l'absence de courant équivaut pour la Planaire à une eau plus pauvre en O_2 (et plus riche en CO_2 qu'elle ne l'est en réalité.^{xx})

* Benézech, 1955 - p. 54.

** cf. 3.3.3.

- 2°) que si alors la demande d'oxygène par la Planaire s'élève (accroissement de $\underline{dc}$), la distance $\underline{dx}$ en l'absence de courant tendra aussi à s'élever ; de sorte que la vitesse de diffusion ($\frac{dq}{dt} = K. \frac{dc}{dx}$) s'accroîtra moins vite que la demande elle-même : l'absence de courant aura donc des effets d'autant plus marqués que la demande sera plus forte.

Mais notre extrapolation du végétal à l'animal serait-elle indûe ou prématurée ?

Pour la première conclusion LOOMIS^{*} la confirme qui dans des cultures immobiles d'Hydra viridis relève la présence d'un gradient du CO₂ rejeté, décroissant de la profondeur où siègent les Hydres jusqu'à la surface, et l'inverse vaudrait pour O₂ ; dont cet auteur déduit la nécessité d'agiter l'eau d'élevage. Quant à la seconde conclusion, n'est-elle pas corroborée par notre propre observation précitée de Planaires gestantes en quête d'un courant plus intense, synonyme pour elle - à même concentration du milieu en O₂ - d'un apport d'oxygène supérieur devenu nécessaire ?

Le problème de la diffusion des gaz intervenant dans la respiration ne se pose pas seulement d'ailleurs au niveau des échanges avec le milieu extérieur, mais encore à l'intérieur du corps^{**} lui-même ; et c'est bien pour intensifier cette diffusion intus et extra que les embranchements zoologiques supérieurs ont "inventé" d'une part les mouvements respiratoires, et l'accroissement des surfaces d'échange (facteur S de la formule de FICK), d'autre part la circulation du milieu liquide intérieur, avec les chromoprotéides respiratoires, toutes formations dont les Planaires sont démunies.

* LOOMIS (1959), p. 276 et 281.

** Hublé et Grembergen (1949).

Quoiqu'il en soit, pour ces Helminthes une eau agitée permet à concentrations égales les échanges respiratoires les plus intenses, et qui sait dans certaines conditions un métabolisme, une croissance, une reproduction relativement supérieures : une de nos expériences le donnait à entendre.

Expérience 04.07.62^{*}

- Elevage durant 25 jours de D. subtentaculata de l'Hérault à 20-22°, au nombre (initial) de 7 par bocal de 1 litre (hermétiquement clos). Eau renouvelée tous les 1 à 2 jours. Repas trihebdomadaires de Gammarus.
- On compare deux bocaux à l'eau immobile avec deux autres identiques dont l'eau est maintenue agitée en permanence par un barreau magnétique.
- Résultats : en fin d'élevage les Planaires ont approximativement doublé leur taille initiale (25 mm de long contre 12 mm) et doublé aussi leur nombre par suite des divisions répétées. Mais en eau agitée, la taille moyenne apparaît légèrement supérieure et le nombre aussi (33 contre 25 en eau stagnante, pour un nombre initial de 14).^{**}

Madame PHUONG-NGO THUAN, qui a travaillé en collaboration avec nous, trouve dans une expérience similaire des résultats comparables ; des D. subtentaculata de 15 mm élevées à 17-18° montrent au 15ème jour :

* déjà citée au chapitre II à propos de l'action du facteur Température.

** Un doute subsiste dans notre esprit pour cette expérimentation à cause d'une légère différence que nous n'avons pas su réduire, l'agitateur provoquant dans les bocaux agités une petite plus-value thermique, de l'ordre de 1° au moment du renouvellement de l'eau.

... en eau agitée : une taille moyenne de 20 mm et 50 % des Planaires divisées.

... en eau immobile : taille moyenne 17 mm et 35 % des Planaires divisées.

*

L'intervention du courant dans les échanges respiratoires des Planaires nous paraît donc établie, et son absence ne pourra que porter préjudice à cette fonction au moins chez une espèce rhéophile.

Mais si les effets à long terme de ce facteur sur la croissance et la reproduction méritaient d'autres preuves expérimentales, plus rigoureuses - qui n'ont pas croyons-nous leur place dans cet exposé - ses effets à court terme : favorables à la meilleure oxygénation possible d'une Planaire placée dans un milieu donné, ne sont pas sans nous poser une ultime question.

Expérience 19.11.63 (fig. 25 c)

- P. felina vit à la source du Verdus en bonne intelligence avec Gammarus sp. : mêmes goûts alimentaires nous le verrons plus tard pour l'abondante microflore aquatique, mêmes goûts pour les conditions de température et de courant... etc. Aussi, dans une des expériences de chimiotropisme déjà citée n'avions-nous point voulu interrompre l'habituel colloque, et le même gradient hydrochimique avait été proposé conjointement à une population mixte des deux espèces. Température plutôt fraîche (environ 8-10°), mais surtout absence totale d'agitation de l'eau.

- Les résultats, négatifs pour P. felina, ont été rapportés : 4 essais nuls sur 6, et les 2 restants très faiblement positifs ; pour Gammarus par contre, le tropisme se manifestait nettement dans la totalité des cas dont une fois fortement, malgré une vivacité moindre que d'ordinaire mise par nous sur le compte de l'absence de courant.

Tout évidemment pouvait expliquer cette différence de comportement ; qu'il nous soit permis cependant de proposer notre quia personnel. Gammarus s'affirme ici dans son tropisme moins dépendant que la Planaire des conditions expérimentales ; or pour cette dernière avec certitude ce sont l'absence de courant d'abord et surtout, la température trop basse en second lieu, qui portent la responsabilité des réactions négatives ou esquissées. Les essais 4 et 5 montrent que Gammarus lui aussi apprécierait des températures plus élevées, autrement dit que la fraîcheur l'affecte, mais la constance de ses réactions tropique dit assez que pour lui l'agitation de l'eau ne figure pas une clause sine qua non.

Et nous posons alors la question : cette moindre inféodation de l'amphipode aux conditions de courant ne serait-elle point connexe de l'agitation incessante de ses pléopodes, assurance autarcique contre l'asphyxie^{*}, alors que cette dernière doit assiéger la Planaire rhéophile, et menace parmi les premiers son système nerveux ?

* Walshe-Maetz (1956) : "l'accroissement de la vitesse des battements aide (le gammare) à conserver un métabolisme normal aux basses tensions d'O₂ en augmentant le courant d'eau sur les surfaces respiratoires... Les amphipodes capables d'augmenter le plus cette vitesse sont aussi ceux qui présentent la plus grande indépendance métabolique (aux sous-concentration en O₂)".

On sait en effet la sensibilité particulière à l'anoxie du tissu nerveux en général.^{*} Le gammare nous signifie peut-être ici par conséquent que l'inertie de la Planaire en l'absence de courant, précédemment attribuée au défaut de stimulation neurotrophe - que lui-même déplore sans doute, mais surmonte - pourrait ressortir tout aussi bien d'une auto-intoxication larvée des centres nerveux, par hypo-oxie et hyper-capnie.

A l'instar du sommeil chez le mammifère que certains estiment d'ordre physiologique, réflexe (inhibition ou neurosécrétion), et d'autres para-pathologique, auto-toxique, quand en définitive il semble bien que les deux mécanismes ont cours,^{**} la somnolence qui en eau stagnante tend à s'emparer d'une Planaire rhéophile pourrait elle aussi dépendre des deux processus que nous avons envisagés, neurotrophe et dermotrophe, à l'avantage selon la conjoncture de l'un ou de l'autre. Ainsi loin de s'exclure, nos deux hypothèses sur le mode d'action du courant se complèteraient : dynamogénisation nerveuse par le courant, et respiration (du tissu nerveux) portée au maximum possible grâce à lui, interfèrent sans aucun doute... ce qui ne veut pas dire : dans

* cf. résistance comparée des différents tissus à l'asphyxie, en pathologie expérimentale (mammifères)... cf. chez la Planaire, le gradient d'oxydations métaboliques décroissant de l'extrémité céphalique au pharynx... - Des élevages notoirement asphyxiques nous ont montré avec une grande fréquence deux types de lésions très caractéristiques - 1°) ulcérations de l'extrémité céphalique, la réduisant à l'état de moignon (troubles trophiques en rapport avec l'atteinte cérébrale ?) - 2°) absence de cicatrisation après fission, susceptible d'aboutir en quelques jours à un véritable effilochage phagédénique - (souffrance élective d'un tissu jeune - de cicatrisation, à métabolisme élevé ?)-

En période de disette, les "gros consommateurs" (enfants, femmes enceintes) sont les plus carencés.

** Cossa...

tous les cas, et avec le même "punch". Tantôt la stimulation jouera un rôle décisif, et tantôt sa contribution à la respiration, mais toujours - et cela nous importe avant tout - cette intervention du courant par des mécanismes intriqués n'a rien de facultatif : que ce soit par "manque de nerf" ou par "sub-asphyxie", P. felina en eau dormante est un animal amoindri, dans sa physiologie et sa biologie.

*

pour RESUMER et CONCLURE cette revue du facteur COURANT :

... 1^o) nous l'avons vu recherché par les Planaires, surtout celles d'Amont, (et entre certaines intensités limites, supérieure et inférieure). Cette recherche, ainsi sans doute que les effets physiologiques et biologiques qui la concluent, conditionne assurément la DISTRIBUTION de chaque espèce à l'intérieur de son biotope climatique, diverses variations démographiques saisonnières, micro-localisations différentes d'espèces coexistantes ou de ponte, etc...

Comme pour la température, et dans les cadres définis par elle, la distribution manifeste donc objectivement des besoins variés en matière d'agitation de l'eau, différents selon les espèces ou encore leurs stades biologiques.

... 2^o) nous l'avons vu actif sur le SYSTEME NERVEUX des Planaires, pour les deux espèces d'amont en particulier : excitant mécanique appelant une réponse réflexe ou bien plus souvent tonifiant sensu lato, c'est-à-dire "pré-disposant" à une quelconque activité sensitive ou motrice. Parallèle entre le rôle du courant auprès des Planaires et celui de la gravité dans le tonus des vertébrés terrestres. - Le fait que le courant encore ait une part certaine de responsabilité dans les habitus différents de Planaires rhéophiles et

limnadophiles, autrement dit se soit littéralement intégré à leur nature, donne à penser qu'une espèce qui en est l'habituée sera gravement affectée dans son comportement par sa carence : la chose est vérifiée pour un tropisme.

... 3^o) nous l'avons enfin présumé efficient en matière de RESPIRATION : intervenant comme paramètre dans les échanges percutanés des Planaires, il leur permet d'être au maximum pour des concentrations données du milieu aquatique en O_2 et CO_2 , il assume par là au profit du métabolisme une fonction indispensable dans les nombreuses circonstances où la demande respiratoire est plus particulièrement élevée en regard de l'offre : températures estivales, espèces les plus actives, débuts de croissance (parturientes, cocons), régénération - cicatrisation, etc...

Parallèle entre l'agitation de l'eau dans la respiration des Planaires et les mouvements thoraciques, branchiaux, pléopodiques ou autres des groupes zoologiques supérieurs, qui visent à renouveler en permanence au contact de la paroi somatique échangeuse d' $O_2 - CO_2$ le milieu extérieur suroxygéné et sous-carbonisé.

*

En définitive parce que le courant représente à des degrés divers pour les Planaires d'eaux vives un goût et simultanément un besoin, celui-ci doublement indispensable ("nerf de la guerre" et "poumon d'acier"... parce qu'il leur a façonné pour ainsi dire une "seconde nature" et que sa carence est peu ou prou synonyme d'inertie et d'asphyxie, (d'une véritable "dépersonnalisation") nous lui avons réservé une place primordiale tout aussitôt après la Température dans les faits d'observation in vivo et in vitro, aussi bien que dans la réalisation de nos élevages expérimentaux.

*

*

*

CHAPITRE QUATRIEME :

LE FACTEUR OXYGENE DISSOUS

... - 1^o) Point de vue hydrologique : concentration en Oxygène des eaux courantes :

- action simultanée et contraire de l'aération et de la consommation biologique ; inversion de leur importance respective au long du cours d'eau.

- influence déterminante du courant et de la température.

- bilan saisonnier et spatial de l'O₂ dissous : tendance aux sous-concentrations pour l'aval en été, mais discontinuité.

... - 2^o) Point de vue biologique : l'oxygénation des Planaires d'eaux courantes :

- consommation d'O₂ par les Planaires, et seuil critique.

- intervention de la température et du courant.

- Bilan : les 2 facteurs physiques, courant et température font et défont les oxygénations limitantes ; rôle second sinon incertain des teneurs en O₂.

... - 3^o) Dernières considérations, et CONCLUSIONS :

- confirmation par l'analyse écologique.

- critique de l'optique "titrimétrique".

- 2 conclusions princeps pour notre recherche : importance seconde pour les teneurs en O₂, mais majeure pour l'oxygénation que conditionnent d'abord le courant et la température.

Point n'est besoin d'introduction pour aborder ce troisième facteur de l'écologie des Planaires, également considéré par les auteurs comme important. L'étude en effet des deux précédents, physiques, ne nous a-t-elle pas conduit naturellement à l'approcher de fort près : pour le courant en soulevant la question des échanges respiratoires avec le milieu aquatique, et pour la température, en nous faisant évoquer les réactions enzymatiques en général, au nombre desquelles en

bonne place doivent figurer les combustions respiratoires*. Nous poursuivrons donc, dans cette même perspective de liens étroits entre facteurs hydrologiques physiques et chimiques, pour connaître de l'oxygène dissous.

Et cette façon de voir, synthétique, apparemment simple clause de style se révélera riche de conséquences : il peut arriver parfois en matière de parfum ou de littérature que l'emballage ou le support aient plus de valeur que l'apport, de même nous conclurons tout à l'heure qu'en matière de respiration, et pour les Planaires d'eaux courantes, c'est l'influence conjointe de la température et du mouvement de l'eau qui semble l'emporter dans les conditions naturelles sur celle des concentrations proprement dites en oxygène. Une réserve toutefois : de telles conclusions résulteront d'une confrontation de faits généralement admis par les auteurs et de nos propres observations, mais ni analyses systématiques, ni expérimentation n'ont été pratiquées ici comme ce fut le cas pour l'étude des deux précédents facteurs.

* A l'échelle des molécules, la diffusion est mouvement, et tout autant l'activation par la température. L'intensité de ces mouvements divers intervenant directement dans la cinétique d'une quelconque réaction chimique, il n'y a donc rien ici de fortuit ou d'arbitraire dans la convergence, au niveau des oxydations métaboliques, du courant et de la température d'une part, de la concentration en oxygène d'autre part.

Quant aux conclusions à venir sur l'incidence inégale de ces trois facteurs concourant au même métabolisme, les valeurs de chacun dans les conditions naturelles oscillent entre deux limites extrêmes ; quoi de plus normal alors que certaines de ces valeurs extrêmes soient limitantes pour un être vivant, et les autres non, ou plutôt en second lieu seulement, en second temps, de façon moins fréquente sur le terrain... Une hiérarchie (propre à chaque Planaire) des facteurs écologiques peut s'expliquer très simplement de la sorte.

I - LE POINT DE VUE HYDROLOGIQUE : CONCENTRATION EN OXYGENE DISSOUS

I - Apports et Pertes au long du cours d'eau :

La première donnée de base relative à l' O_2 dissous dans les eaux courantes est que celles-ci sont soumises, depuis leur émergence, à deux processus simultanés et opposés dont l'importance relative s'inverse : le premier d'entre eux qui prédomine vers l'amont accroît les teneurs en O_2 , le second parfois plus intense en aval tendrait alors à les amenuiser.

L'ENRICHISSEMENT par aération : Divers auteurs consultés qui ont effectué des dosages systématiques nous ont donné pour des rivières pourtant dissemblables des chiffres traduisant une évolution comparable.

A l'origine les sources non saturées en O_2 relativement à l'atmosphère montrent des taux variables, de l'ordre de 50 à 80 % de la saturation. Les eaux d'infiltration qui les alimentent en effet ont dû traverser des sols où s'effectuent des combustions biologiques microbiennes et végétales ; l'atmosphère de ces sols s'en trouve appauvrie en oxygène, d'autant plus que ces combustions sont intenses (humidité, température, structure du sol...), d'autant plus que la profondeur s'accroît...et de même pour les eaux d'infiltration. Lorsque au plus profond les oxydations biologiques finiront par se ralentir dans un milieu devenu de plus en plus réducteur, la difficulté des échanges gazeux avec l'air épigée, maintenant fort éloigné, maintiendra l'eau désaturée en O_2 .

Quoiqu'il en soit, une eau courante est dès son émergence remise en contact direct et brassée avec l'atmosphère. Selon une évolution contraire elle tendra dès lors à rééquilibrer sa pression en O_2

dissous avec celle (partielle) de ce gaz dans l'air, et la saturation pourra être rapidement retrouvée du moins très approchée, en quelques dizaines ou centaines de mètres ; distance variable qui dépend du débit du cours d'eau en cause, du rapport surface sur volume liquide, du brassage, de la température, etc...

L'APPAUVRISSEMENT par consommation biologique : celle-ci aussi dès l'émergence pourrait contrebalancer le précédent processus : tous les êtres vivants dans l'eau en utilisent l'oxygène dissous, et les microbes plus particulièrement, liés aux matières organiques en suspension ou déposées dans le fond du lit et dont la rivière s'enrichit progressivement. Mais en réalité, dans une eau brassée jamais très chaude, de grande surface et faible profondeur, où un courant vif purge le lit d'une part importante de ces matières organiques, etc... : toutes conditions vérifiées en amont des rivières grâce à la pente supérieure et la proximité de la source - en saison froide aussi et temps de crue - l'enrichissement en O_2 l'emportera de beaucoup sur l'appauvrissement, d'où une sub-saturation rapidement atteinte.

En aval par contre, pente et courant moindres, masse liquide importante et plus grandes profondeurs, dépôt organiques accumulés, réchauffement, etc... pourront égaliser le "score" voire inverser l'importance respective de l'aération et de la consommation, d'où l'éventualité de concentrations déficitaires.

2 - Intervention sur l'hydrochimie des facteurs physiques, courant et température.

COURANT :

Nous avons anticipé sur ce paragraphe en signalant son rôle dans l'oxygénation accélérée de l'eau au contact de l'air ; synonyme de brassage et de renouvellement, ce facteur de diffusion disperse

encore au sein de la masse liquide et estompe de la sorte ("effet tampon") les conséquences habituellement localisées de la consommation biologique, des sols immergés en particulier. Ses défaillances se situant avec prédilection en aval (moindre pente) et en été (moindre débit), c'est en ces lieux et temps que pourront être observées les zones de sous-concentration en O_2 qui leur sont liées.

Lorsque le courant fait défaut en effet, en permanence ou à l'étiage, pourront se constituer par exemple des gradients dégressifs de concentration (surtout si la température est élevée) semblables à ceux dont il a déjà été question à l'entour d'un être vivant macroscopique ; ainsi au contact immédiat d'un fond de rivière - habitat éventuel des Planaires - encrassé de vie et de débris organiques, et submergé par une eau profonde, immobile ou s'écoulant sans remous, en nappe (stratification des couches liquides), il pourra être trouvé des taux notablement amoindris d' O_2 , par rapport à la masse liquide susjacente.*

Il ressort cependant des auteurs consultés que les taux d'oxygène ne s'abaissent que très exceptionnellement dans la masse liquide de façon importante, au-dessous par exemple des 2/3 de saturation trouvés en moyenne dans les émergences, pour si peu que subsiste un minimum d'agitation de l'eau.

TEMPERATURE :

Elle s'élève en aval durant la saison chaude, et l'importance pour la biologie de cette variation tient au fait qu'au sursaut d'activité vitale et aux besoins maximums en O_2 qui en découlent va correspondre paradoxalement une réduction des teneurs dissoutes, en effet :

* Amoureux (1963).

... la solubilité (absorption) d' O_2 décroît à température croissante : ainsi la source du Buis à 15°, avec 80 % de saturation, en contiendra l'été une quantité absolue sensiblement égale à celle du fleuve voisin, quasi saturé pourtant en ce gaz mais à 25°. En hiver au contraire, avec les mêmes pourcentages respectifs de saturation, l'Hérault à 5° en contient 50 % de plus que la source de température inchangée.

... mais surtout, et cela nous paraît essentiel, la consommation biologique s'élève de façon considérable, multipliée par exemple par deux ou trois lorsque la température passe de 15 à 25° ; toutes matière et vie organiques, se provoquant mutuellement, deviennent de la sorte synonymes d'appauvrissement de l'eau.

Or ce double effet dépresseur sur l'oxygène de la chaleur estivale, déjà localisé à l'aval partie la moins courante des rivières, sera également contemporain de la réduction du courant à l'étiage avec toutes ses conséquences : ré-oxygénation restreinte, constitution d'enclaves anoxiques, sédimentation organique (véritable "huile" jetée sur le feu biologique) etc... Les deux facteurs physiques font alors plus qu'additionner, à la fois dans l'espace et dans le temps, leurs effets exténuants respectifs, ils les conjuguent et les multiplient l'un par l'autre au grand dam des concentrations en O_2 .

3 - Bilan hydrochimique de l'oxygène dissous :

Il pourrait en conséquence s'établir ainsi pour un cours d'eau, selon l'époque et l'éloignement de la source :

- En amont, et en saison froide : basses températures (donc consommation biologique desservie et absorption accrue) avec courant à son maximum (par la pente, ou le débit hivernal) suffisent à exclure pratiquement toute éventualité de sous-concentration en O_2 .

Les teneurs s'élèvent depuis l'émergence en un gradient progressif jusqu'à la sub-saturation, qui pour des températures inférieures peut atteindre le double de la concentration primitive.

En aval, et en été : des conditions inverses de température et de courant peuvent par leur conjonction être à l'origine de graves déficits en O_2 , mais déficits toujours circonscrits dans le temps et dans l'espace car la moindre cause d'oxygénation, ou de sous-consommation, suffit à en écarter la menace : assimilation chlorophyllienne diurne de végétaux aquatiques^{*}, grande surface liquide de faible profondeur mollement agitée par le vent, semblant de courant ou fond rocheux décapé de tout dépôt organique, etc... etc...

Plutôt qu'inverse du gradient progressif précédent, la variation au long du cours d'eau affecte donc une allure fondamentalement discontinue : le gradient - atténué - s'interrompt d'une succession de "creux", limités, de sous-oxygénation. L'été par opposition à l'hiver singularise par conséquent du point de vue oxygène chaque fraction de l'espace hydrologique d'aval, accentue les contrastes, individualise d'innombrables microbiotopes, bien plus encore qu'il n'appauvrit d'une façon générale (nous retrouverons semblable physiologie pour le CO_2 dissous).

Dans une perspective biologique, nous croyons mieux rendre compte de la réalité essentielle en mettant l'accent sur cette discontinuité de l'oxygénation, avec ses lacunes en filigrane, au lieu de l'affirmation par trop simpliste - serait-elle vérifiée - que l'aval

* Ledoyer (1961).

des cours d'eau est en été moins riche en oxygène. Comparons en effet l'Egypte et l'Irlande du point de vue de leurs précipitations atmosphériques, réseaux hydrographiques, couvertures végétales ou peuplements humains... : les quantités absolues respectives sont-elles plus représentatives, ou ~~de~~ avant la répartition dans le temps ou l'espace ? Répartition inégale et contrastée aux rives du Nil, uniforme et équilibrée au long des saisons et des paysages sur celles du Shannon. La réponse pour personne ne saurait faire de doute...

De même pour l'oxygène dissous qui l'été, en aval, se distribue à la mode égyptienne plus qu'irlandaise ; le "désert" est toujours très proche, menaçant parfois, mais marginal car là où le fleuve court il y a toujours l'eau, la plante, l'homme... et plus qu'assez d'oxygène dissous.

*

LA CONCLUSION, c'est que "la pluie et le beau-temps", traduisons : le courant et la température, font et défont dans un cours d'eau les sous-concentrations graves en oxygène. Ceci se subordonne à cela, et de façon tellement étroite et obligée - peut-on imaginer en effet et trouver une eau anoxique qui ne serait pas au moins et à la fois chaude et stagnante, plus quelques conditions encore accessoires ? - qu'aucune autonomie ne saurait lui être concédée jusqu'à preuve du contraire. D'ores et déjà, l'oxygène dissous fait figure à nos yeux pour le groupe zoologique considéré de facteur second, facteur connexe, simple reflet hydrochimique de l'hydrophysique.

II - LE POINT DE VUE BIOLOGIQUE : OXYGENATION DES PLANAIRE

I. Consommation d'oxygène par les Planaires

Les auteurs qui ont étudié la respiration chez diverses espèces aboutissent aux conclusions suivantes : à teneur décroissante de l'eau en oxygène, la fonction respiratoire ne se trouve affectée qu'au-dessous d'un certain seuil, assez variable selon les auteurs, et les espèces, mais pour tous et toutes peu ou prou inférieur à 50 % de la saturation.*

De prime abord, la richesse en O_2 des eaux courantes excédant largement ce chiffre dans la règle, même en été sauf microconditions particulières,** cette supériorité habituelle de l'offre sur la demande des Planaires semble remettre en question sinon le principe même d'une quelconque influence écologique des concentrations en O_2 du moins l'importance et l'étendue de leur incidence. ANGELIER (1953) d'ailleurs doute que le taux d'oxygène intervienne sur la répartition des organismes psammiques des rivières, malgré que l'hydrosammon soit toujours plus pauvre encore en O_2 que l'eau libre. Et que dire des observations de LELOUP (1952) qui trouve deux de nos espèces de Planaires considérées comme des plus exigeantes en oxygène : Polycelis felina, dans des eaux de teneurs comprises entre 7 et 95 % de saturation en ce gaz, et Dugesia gonocephala, entre 24 et 95 % ? Même des taux infères, exceptionnels dans les eaux courantes, n'aboutissent pas à les exclure...

* Hyman (1951) - Hublé, Grembergen (1949)...

** Hubault (1927), Nicolau-Guillaumet (1959)... etc...

Si nous admettons cependant le principe d'une intervention possible - quoique mineure et limitée à quelques enclaves - des sous-concentrations majeures en O_2 , nous les savons désormais inséparables dans un cours d'eau d'une température élevée et d'un courant exténué ; aussi se doit-on d'envisager simultanément les conséquences pour la respiration des Planaires de cet état conjoint des deux facteurs

2. Action sur la consommation des facteurs température et courant.

TEMPERATURE :

Il est bien admis que l'élévation de la température accélère dans des proportions très importantes le métabolisme (fig. 7), partant la consommation d'oxygène. A 5 ou 6° par exemple nous pouvions conserver plusieurs mois en parfait état plusieurs dizaines de Polycelis felina, réputées parmi les plus avides en oxygène, dans un bocal de un litre hermétiquement clos et renouvelé seulement toutes les deux ou trois semaines. A 16-18° au contraire, les mêmes conditions d'élevage entraînaient en quelques jours la mort dans l'anoxie, lorsque l'eau n'était pas renouvelée ou aérée de façon bien plus fréquente.

D'après la loi de FICK déjà citée, la vitesse de diffusion (quantité d' O_2 échangée par unité de temps) est fonction du gradient de concentration $\frac{dc}{dx}$. La distance dx (du milieu intérieur de l'animal au milieu aquatique non modifié par sa présence) étant supposée constante, par exemple en eau agitée, il est bien évident qu'à une consommation plus grande par l'animal devra nécessairement correspondre pour prévenir une carence relative un apport supérieur, c'est-à-dire une concentration extérieure accrue, faute de quoi le "seuil critique" des physiologistes serait dangereusement approché sinon

atteint de la même façon que par une baisse de concentration ; paupérisation absolue ou relative, les effets limitants sont les mêmes pour l'être vivant.

Un accroissement de la consommation menace donc d'être freiné tôt ou tard par une concentration étale dans le milieu aquatique, a fortiori diminuée : or justement une température en hausse produit l'un et l'autre effet. Nous constatons ici l'action doublement appauvrissante du réchauffement de l'eau, qui s'exerce à deux niveaux différents : sur le milieu aquatique et sur l'être vivant (l'hiver aurait une action contraire). La variation divergente de l'offre (en baisse) et de la demande (en hausse) rapproche bien davantage par conséquent la perspective d'une "crise" qu'une baisse isolée de concentration.

COURANT :

.... Et si maintenant, comme cela se produit l'été en aval dans ces enclaves anoxiques envisagées, l'immobilité de l'eau combine ses effets à ceux de la chaleur, la baisse de l'oxygène dosé, absolue par rapport à l'hiver et relative par rapport aux besoins accrus de la Planaire, s'aggrave encore d'une baisse effective, indosable, au contact immédiat du tégument de l'Helminthe : en l'absence de courant la distance dx va s'accroître de l'animal à la masse non modifiée du liquide, décroître donc le gradient de concentration $\frac{dc}{dx}$, et avec lui la quantité d' O_2 diffusé par unité de temps (pour les concentrations données). En l'absence d'agitation mécanique le même problème de diffusion de l'oxygène se pose à l'extérieur du corps^{*} et à l'intérieur,** jusqu'à constituer facilement un facteur limitant.

* Lenhoff et Loomis (1957).

** Huble et Grembergen (1949).

Et nous voici maintenant arrivés au voisinage de ce Rubicon : seuil critique des physiologistes, conditions limitantes des écologistes, au-delà desquels la conjonction simultanée de sous-concentrations en oxygène, de températures élevées et d'absence de courant peut compromettre l'exercice de la "fonction" (respiration, métabolisme, activité), sinon à plus ou moins brève échéance de "l'organe" (biologie et démographie). Mais peut-on parler pour autant de teneurs limitantes en oxygène ? Evidemment pas ; plutôt de conditions limites d'oxygénation, puisque ce résultat complexe a nécessité des efforts conjugués dont les sous-concentrations en O_2 rendent compte (signe) bien plus encore qu'elles n'y participent en partenaire (cause). Oxygénation limite : par carence en oxygène connexe de la chaleur et de la stagnation, et parce que cette chaleur et cette stagnation sont en elles-mêmes, chacune pour son propre compte, l'équivalent d'une carence en oxygène.

3. Bilan de l'oxygénation des Planaires.

1 - Nous venons de voir la possibilité pour une Planaire de se trouver dans une situation "d'oxygénation critique", c'est-à-dire susceptible de l'influencer dans sa biologie, son écologie, etc... pour certaines concentrations en O_2 , abaissées certes mais surtout rendues néfastes "avant l'heure" parce que des conditions conjointes de température et de courant les avaient encore dépréciées objectivement, et subjectivement aux yeux de l'animal.

2 - Mais ces deux conditions physiques, grâce à qui - ou par la faute de qui - l'oxygénation s'avérait insuffisante, n'avaient rien de for-
tuit ou de facultatif pour avoir elles-mêmes déterminé (rendu possible et être nécessaire à ...) la constitution de l'enclave hydrologique pauvre en O_2 .

3 - De telle sorte que nos conclusions seront identiques pour la biologie des Planaires qui déjà résumaient pour nous le problème hydrologique : ce sont "la pluie et le beau temps", alias le courant et la température, qui dans les cours d'eaux font et défont les sous-oxygénation limitantes.

- Ainsi se trouvent établies croyons-nous pour le facteur O_2 dissous la possibilité théorique d'intervenir dans l'écologie des Planaires, en même temps que l'impossibilité pratique de le faire, parce que les sous-concentrations susceptibles d'agir déjà inhabituelles dans les eaux courantes apparaissent subordonnées dans leur existence et dans leur influence biologique à deux conditions hydrophysiques : chaleur et stagnation de l'eau (été, aval).

III - DERNIERES CONSIDERATIONS, ET CONCLUSIONS SUR LE FACTEUR OXYGENE DISSOUS
--

Des analyses écologiques systématiques ont montré aux chercheurs que les espèces qui se succèdent de l'amont vers l'aval des cours d'eaux avaient affaire durant les beaux jours (ce serait l'inverse en hiver) de plus en plus fréquemment à des taux d'oxygène de plus en plus déficitaires. Il n'y avait qu'un pas à faire - et il fut franchi - pour passer d'un constat de coïncidence à une conclusion de relation (de cause à effet) entre ces teneurs en O_2 à tendance dégressive et la série faunistique habituelle. Mais le même pas... de clerc n'a-t-il pas été effectué lors du problème de la température ... ? Si dans les deux cas nos réticences ne sont pas pleinement fondées, on conviendra du moins de leur légitimité.

En expérience, nous avons observé la mort rapide ou prochaine de P. felina et D. gonocephala au-delà de 20°^{*}, malgré saturation entretenue en oxygène et agitation incessante : le facteur température était ici limitant. Dans la nature, entre 13° et 16° (températures optima pour ces espèces), nous les avons vues disparaître ou absentes en permanence d'eaux devenues immobiles ou telles à demeure sans pour autant abdiquer leur richesse en O₂ (2/3 environ de saturation) : c'est ici le facteur courant qui était donc limitant (sources de la Buèges, du Lez, du Buis, du Cabrier...).

Nous posons alors la question : comment dans un cours d'eau une sous-concentration grave en O₂ (inférieure à 50 %) pourrait-elle être limitante pour ces deux Planaires d'amont quand pour se produire elle nécessite la conjonction, déjà exceptionnelle, de conditions de température et de courant que nous venons de voir chacune pour sa part, limitantes ?

Quant aux deux espèces asexuées d'aval, pour les avoir trouvées en eau parfaitement calme à 23° (station IX du Lez) jouxtant sous les pierres à quelques centimètres près des dépôts noirs de sulfure de fer, témoins incontestables d'un niveau très bas du potentiel redox^{**}, nous ne doutons pas que si l'oxygène dissous constitue pour elles une barrière potentielle, cette barrière ne soit vraiment très basse.

*

* au chapitre 2 de la 1ère partie...

** seconde partie, chapitre 5 et fig. 19.

En définitive, le point de vue de la Planaire prévaut sur celui du chimiste : dans les conditions naturelles un chiffre de concentration sera moins représentatif de la pauvreté d'une eau en oxygène, ou plutôt de la menace d'anoxie qu'elle recèle, que ne le fera celui de sa température élevée - qui la carence relativement à la Planaire davantage encore que dans l'absolu - et surtout son immobilité conjointe - qui la rend moins prodigue d'O₂ pour la Planaire plus encore qu'épuisable par toute consommation biologique.

Toute tentative nous paraît par conséquent vouée à l'échec qui voudrait situer une espèce de Planaire relativement à une échelle des concentrations en O₂, ou définir pour chacune des taux liminaires. A la rigueur et faute de formule exacte, un "modèle" au sens où l'entendent économistes ou sociologues serait admissible pour rendre compte valablement des conditions spécifiques et minima requises pour une oxygénation satisfaisante : expression mathématique complexe et empirique comportant côte à côte teneur en O₂, température, courant, etc... avec des coefficients ou exposants expressifs du degré d'influence de chacun dans les conditions habituelles des eaux courantes, supérieur pour les facteurs physiques, et second pour les taux d'oxygène. Et si une telle entreprise s'avérait impossible, affirmons du moins qu'elle aurait été fort bien venue.

Toujours dans la même perspective, il nous paraît fallacieux de prétendre exprimer par un taux d'oxygène pas toujours tellement abaissé le danger d'anoxie qui l'été plane sur l'aval des cours d'eau "quaerens quem devoret"... Qu'il y ait sous-concentrations dosables, cela ne fait pas de doute, mais bien davantage le lieu géographique s'identifie avec le lieu géométrique" d'un ensemble de conditions hydrologiques et pédologiques, physiques et chimiques, biologiques, etc... qui par leur conjonction périodique menacent d'attenter

à l'oxygénation de la faune aquatique et surtout benthique. Combien dérisoire et insuffisant le témoignage unique d'un chiffre d'analyse : testis unus...

*

Pour en terminer enfin avec cet aperçu du facteur oxygène dissous, nous retiendrons deux conclusions qui nous paraissent primordiales pour servir à notre recherche sur les Planaires d'eaux courantes :

- 1^o) Tout d'abord l'importance écologique seconde sinon incertaine des concentrations en O_2 , auprès des deux facteurs physiques température et courant qui en priorité détermineraient la distribution, la biologie, etc...

- 2^o) Un changement d'accentuation ensuite : si une eau "bien oxygénée" a été trouvée d'intérêt secondaire pour les Planaires d'eaux vives, une eau "suffisamment-oxygénante-en-regard-de-leurs-besoins" s'est révélée par contre capitale. L'attention s'est ainsi déportée de la notion d' O_2 dissous à celles d'oxygénation et d'échanges gazeux en général, d'une optique "titrimétrique" étroite à une vision élargie englobant la fonction respiratoire et le métabolisme, d'une monade élémentaire à un complexe ternaire (au moins). Et cette façon de voir synthétique (non pas syncrétiste) nous semble essentielle au point que désormais dans l'observation et l'expérimentation, sur le terrain ou au laboratoire, chaque fois que notre esprit se préoccupera de l'oxygénation des Planaires, il ne le fera point en termes de concentrations, ml, mé ou pourcentages de saturations en O_2^* , mais d'abord de courant et de température.

* En contradiction flagrante avec ce propos, l'importance paradoxale et abusive que prendra la concentration en O_2 dans nos élevages expérimentaux ; mais ce sera la rançon des conditions artificielles nécessitées par notre recherche et imposées par le manque de moyens matériels : des milieux aquatiques confinés et non renouvelés de façon continue, aux antipodes des eaux courantes. Vérité dans la nature ne l'est souvent plus au laboratoire.

* * *

CONCLUSIONS DE LA PREMIERE PARTIE

Au terme de cette revue des trois principaux facteurs reconnus efficaces par les auteurs sur l'écologie des Planaires d'eaux courantes, nous croyons avoir dessiné pour l'essentiel la physiologie de chacun d'eux.

Mais l'énumération et la description, voire l'interprétation, doivent s'achever pour satisfaire l'écologiste par la tentative au moins de discerner au sein de diverses influences une hiérarchie : l'être vivant dans les conditions naturelles est-il voué au caprice de l'une ou de l'autre, ou bien au contraire intégré dans une série de sphères d'influence concentriques ? Malgré tout ce qu'un tel essai peut avoir d'approximatif, nous reprendrons et poursuivrons ce qui a déjà été ébauché en cours de route : notre tentative pour classer par ordre d'importance relative chacun des facteurs écologiques étudiés.

L'OBSERVATION quotidienne montre que des conditions thermiques données sont habituellement plus durables et de plus large extension dans l'espace que des conditions de courant ; la distribution des Planaires en fonction de ce dernier facteur nous apparaît ainsi subordonnée à celle qui ressort du climat : une Planaire choisira le courant qui lui convient à l'intérieur de l'espace et du temps autorisés par ses besoins thermiques pré-éminents.

Et de même pour les sous-concentrations en O_2 critiques pour les Planaires : parce qu'elles exigent pour se produire et mal faire la conjonction simultanée de conditions liées aux deux facteurs physiques précités, et même d'autres encore (profondeur, dépôts organiques...), elles auront une aire d'influence plus restreinte; la

distribution qu'elles informent, - si tant est qu'elles le fassent, ce dont nous ne jurerions pas - devrait se situer à l'intérieur plus encore des précédentes : sub-ordonnée.

L'EXPERIMENTATION ne nous a pas proposé une hiérarchie différente. C'est l'expérience 29.09.63^{*} évoquée à la fin du précédent chapitre, qui montrait l'effet létal sur P. felina d'une température de 20-22° malgré saturation en O₂ et agitation, autrement dit la délimitation pour cette espèce d'un "champ" climatique d'expansion temporo-spatial, englobant nécessairement tout "fief" des deux autres facteurs. C'est encore l'expérience 23.11.63^{*}, (tableau 25 a) manifestant dans l'essai 1 que la rhéophilie l'emportait sur le tropisme carbonique, et dans les essais 8-10 que ce dernier avait cours à son tour malgré et contre des sous-concentrations létales en O₂^{**} : double inégalité à deux inconnues dont se déduit aisément le vasselage vis-à-vis du courant des teneurs en oxygène ; la mineure de ce "syllogisme" elle-même révélant un troisième facteur, le CO₂, susceptible de prévaloir sur la richesse en O₂, etc...

Ainsi l'ordre logique d'entrée en scène, que nous avons suivi dans notre exposé des trois facteurs écologiques, se révèle à l'usage être aussi hiérarchique : à la façon de ces poupées russes en bois tourné dont chacune implique la précédente, le facteur TEMPERATURE contient le facteur COURANT, et ce dernier à son tour le facteur OXYGENE DISSOUS (s'il n'est pas un phantasme).

* cf. aussi - 3ème Partie, chapitre second - 1°).

** de même essais 5 et 8 de l'expérience 30.09.63 (tableau 25 b).

Nous retiendrons encore de ces chapitres l'intrication souvent à plusieurs niveaux des divers éléments en présence. Celle-ci aboutit à des réseaux particulièrement complexes d'inter-relation écologique, dont le chapitre sur l'oxygénation nous a donné quelque aperçu, caractéristique. Nous en aurons plus tard d'autres exemples.

Enfin et surtout, plus que pour ces conclusions partielles forcément schématiques, cet exposé en quelque sorte préliminaire nous était nécessaire dans sa totalité et son détail. Le temps consacré à cette étude en effet - trop longue pour un simple préambule et cependant trop succincte pour ne pas comporter d'erreurs ou de simplifications erronées - trouvera sa pleine justification dans les expériences et observations ultérieures : il nous a permis de les réaliser et interpréter correctement^{*}. Les données acquises seront présentes désormais comme toile de fond dans l'approche du nouveau facteur pressenti à l'orée de ce travail : le CO₂ dissous, pour apporter la preuve de son rôle écologique et biologique, pour lui fixer à son tour s'il se peut une place dans la hiérarchie des influences. De tout cela pouvions-nous faire l'économie ? Nous ne le pensons pas, tant une trop étroite limitation dans le travail de l'esprit risque facilement de devenir oeillères.

*

*

*

* Le lecteur aussi se devait de connaître les principes et notions qui sous-tendent nos expériences et observations, pour juger de la valeur de ces dernières.

SECONDE PARTIE : LE GRADIENT D'ACIDITE CARBONIQUE

- Analyse dans les eaux courantes
 - Observations écologiques
-

CHAPITRE PREMIER : DOSAGE du CO_2 dissous (*)

=====

... par une méthode mixte : acidimétrique et graphique.

-
- 1°) Inconvénients de l'acidimétrie en retour dans la pratique écologique : imprécision par les bicarbonates, par les manipulations, par la souillure organique - durée excessive du dosage - impossibilité pour des prélèvements de trop faible volume, etc...
 - 2°) Principe de la méthode proposée :
 - pour une quelconque eau naturelle, tout autant que pour une solution pure (étalon, bicarbonatée calcique) la fonction $\log./\text{CO}_2/ = f(\text{pH})$ est linéaire, et les courbes respectives parallèles entre elles.
 - on peut concevoir dans ces conditions une méthode de détermination graphique de $./\text{CO}_2/$ à partir du pH, la droite représentative de l'eau étudiée étant obtenue en 2 temps :
 - 1/ tracé une fois pour toutes d'une droite étalon (par acidimétrie en retour et électrométrie) ;
 - 2/ tracé parallèle de la droite spécifique après mesure du décalage de pH avec l'étalon (appareillage pour équilibration de pCO_2 dans plusieurs échantillons).
 - 3°) Appareillage et réactifs : appareil mélangeur gaz-liquide, manipulation du CO_2 - solution étalon - "eau sans CO_2 " de référence dans l'acidimétrie - électrométrie.
 - 4°) Pratique de la méthode :
 - le premier jour : récolte des prélèvements, stockage et conservation.
 - le second jour : (construction de la droite étalon) ; pH des prélèvements, puis mesure de leurs dpH ; courbes représentatives et détermination graphique de $./\text{CO}_2/$.
 - 5°) Discussion et conclusion :
 - précision, spécificité et rapidité de la méthode.
 - son intérêt dans l'étude du CO_2 des eaux courantes.
-

(*) Annexe VII : Summary of the acidimetric and graphic method for the determination of CO_2 .

I - INCONVENIENTS DE L'ACIDIMETRIE EN RETOUR
DANS LA PRATIQUE ECOLOGIQUE

Pour la détermination dans les eaux de rivières du CO_2 libre dissous, nous avons utilisé pendant deux ans la technique classique de titration par acidimétrie en retour, décrite in RODIER (1959) ou AFNOR T. 90-011 (1953)*.

Nous en avons ainsi apprécié les avantages, tout en relevant dans son application à notre pratique écologique les divers inconvénients suivants :

- 1^o) Imprécision dans les eaux de dureté élevée : les eaux sur lesquelles nous avons travaillé d'ordinaire avaient un Titre Alcalimétrique Complet (TAC) de l'ordre de 3 à 6 milli-équivalents par litre (mé/l). Le TAC** correspond essentiellement comme l'on sait aux bicarbonates alcalino-terreux, et ces chiffres relativement élevés de substances tampons rendaient imprécis lors de l'acidimétrie le virage de rose à incolore de la Phénolphthaléine ; rien de tel par contre dans le même virage lorsque était titrée l'eau distillée additionnée de soude tartrée. L'incertitude des résultats atteignait parfois jusqu'à 0,05 mé/l : chiffre excessif, s'ajoutant aux autres causes d'erreur, et compte tenu des faibles teneurs en CO_2 libre habituelles dans les eaux courantes (moins de 0,50 mé/l).

* Annexe I : "dosage du CO_2 libre dissous par acidimétrie en retour" (abrégé).

** ... titré à pH 4,3 (réactif Héliantine-Vert de Bromocrésol) en déplaçant l'anion HCO_3^- par un acide fort HCl ou H_2SO_4 - cf. Rodier, Martinet, Charlot et Bézier...

Autre mécanisme d'imprécision, également imputable à une dureté élevée. A pH 8,25 en fin de dosage, la totalité du CO_2 de l'échantillon titré est censée se trouver à l'état de bicarbonate (de soude pour le CO_2 libre initial, de calcium et magnésium pour le TAC de l'eau à analyser) ; absence donc de CO_2 libre. En réalité, une solution pure de bicarbonates en contient toujours une petite quantité, connexe d'une quantité équivalente de CO_3Ca (celui-ci n'est pas totalement insoluble) ; l'une et l'autre résultent de l'hydrolyse des bicarbonates en solution, des réactions des ions entre eux ou entre molécules et ions régies par une série d'équilibres chimiques... Ce CO_2 libre, non réductible et indosable, est évidemment fonction du TAC ; AFNOR (90-011,6) propose une correction standard du résultat du dosage tenant compte du TAC, mais non du pH, et qui ne nous a point satisfait.*

- 2°) Les manipulations indispensables constituent encore une cause d'erreur : un simple transvasement par exemple est l'occasion pour le CO_2 de diffuser à l'atmosphère. Quant à pratiquer sur le terrain même l'addition de soude tartrée, le bénéfice nous en parut illusoire, mais les inconvénients de tous ordres certains.

- 3°) Longue durée des opérations de dosage : La teneur en CO_2 des eaux étant particulièrement variable dans l'espace et dans le temps, son étude suppose de multiples prélèvements, échelonnés et répétés. De plus, chacun de ces prélèvements était analysé trois fois pour réduire l'imprécision. D'où l'importance pratique que prend cet inconvénient pour l'opérateur.

* Annexe II : Comparaison des résultats obtenus par diverses méthodes de dosage du CO_2 libre.

- 4°) Nécessité d'un prélèvement abondant : 600 ml pour le seul CO_2 , à cause de ces titrages répétés. Or la chose peut être difficile voire impossible : source réduite à un suintement, eau interstitielle du sol, etc...

- 5°) La méthode est inapplicable à des eaux souillées de matières organiques. Eventualité pourtant fréquente en écologie, ainsi le cas d'eaux hyporrhéiques extraites du sol immergé*. En l'occurrence, non seulement la quantité se trouve souvent limitée et la filtration serait longue sinon responsable de pertes en CO_2 (manipulations), mais encore la présence de produits ammoniacaux peut fausser le virage de la Phénolphtaléine (AFNOR, 90.011,6).

- 6°) La titration enfin n'est pas rigoureusement spécifique : dans les mêmes eaux hyporrhéiques par exemple, divers acides organiques produits par l'activité biologique peuvent être dosés conjointement. Ou bien encore, les eaux issues de terrains schisteux, marneux ou limoneux, contiendront de la silice, de l'humus... à des taux non négligeables qui sans doute influencent le dosage (AFNOR, 90-011,6)**.

*

Pour remédier à cet état de choses qui ne présente certes d'importance que si les échantillons sont nombreux, les teneurs en CO_2 faibles, la précision souhaitée grande, etc... - mais c'était justement notre cas - nous avons été conduit à modifier la méthode de dosage initialement pratiquée, et nous croyons avoir obtenu une amélioration notable au prix d'une complication technique minime que nous allons exposer ici.

* 2. 5. 4.

** Annexe II.

II - PRINCIPE DE LA METHODE PROPOSEE^{*}

I - Supposés trois échantillons d'eaux différentes :

- ... l'une distillée,
- ... l'autre bicarbonatée calcique, arbitrairement choisie comme étalon.
- ... la troisième naturelle, quelconque,

Si l'on y fait barboter simultanément et en circuit fermé un même air enrichi de CO_2 , on atteindra après une durée suffisante :

- ... des températures identiques dans les trois échantillons (celle du laboratoire),
- ... des pressions partielles en CO_2 uniformes dans les liquides et le mélange gazeux final.

Autant dire que nos trois liquides auront alors même teneur en CO_2 dissous.^{**}

* Notre travail sur cette question du dosage du CO_2 étant achevé, nous avons trouvé décrite in POCIDALO et BLAYO (1964) une méthode sensiblement identique dite "d'interpolation d'ASTRUP" pour la détermination de la pCO_2 du sang. Mais c'est une phrase de LOOMIS (1959) qui a orienté notre propre recherche : "A somewhat less accurate but more convenient method of routinely measuring pCO_2 consists of using a pH meter as " pCO_2 meter" by constructing a calibration curve that relates pH to pCO_2 for the particular solution and temperature being investigated" (p. 277).

** En toute rigueur, les sels présents dans deux des échantillons y abaissent la solubilité du CO_2 relativement à l'eau distillée ; mais pour les faibles concentrations habituelles dans les eaux douces de pays tempérés, on peut considérer cette influence comme négligeable (LOOMIS, 1958, p. 1867).

II - Le dosage, par acidimétrie en retour, en sera alors directement effectué, sans aucune manipulation, sur l'échantillon d'eau distillée. où l'absence de substances tampons permet la plus grande précision.

Tandis que le pH correspondant à cette teneur (pour la température du laboratoire^{*}) ne pourra être mesuré avec semblable précision que dans les échantillons "étalon" et "eau naturelle", où des sels dissous en quantité suffisante stabilisent l'aiguille du pH-mètre électrométrique.^{**}

III - Courbes expérimentales (fig. 9) : plusieurs brassages successifs avec des mélanges carboniques plus ou moins riches permettront d'établir pour ces deux derniers échantillons leurs courbes représentatives de la fonction $\log/\text{CO}_2/ = f(\text{pH})$. Elles consistent en des droites parallèles entre elles ; on vérifie ainsi que le décalage de pH (dpH), par quoi une eau douce naturelle quelconque diffère d'une solution saline pure (étalon) de même teneur en CO_2 , demeure constant quelle que soit la valeur de cette teneur ; ce dpH ne dépendrait que de leurs salinités respectives, différentes tant par la quantité que par la qualité des ions en solution (bicarbonates calco-magnésiens principalement,^{***} mais aussi silice et autres acides faibles, alcalins... etc...).

IV - Détermination graphique - sur ces données, on peut envisager une méthode de détermination du CO_2 dissous dans les eaux naturelles comportant les étapes suivantes (fig. 9) :

* Annexe III : Relation entre pH et température.

** Annexe IV : Cas des eaux de très faible salinité.

*** Annexe V : Relation entre TAC et dpH.

- 1^o) Choix d'une solution étalon de référence, chimiquement définie, dont on tracera une fois pour toutes (sur papier semi-logarithmique) les droites représentatives aux diverses températures du laboratoire. Pour ce faire, deux brassages suivis d'acidimétrie et électrométrie sont nécessaires et suffisants : ils donnent deux points de la droite.

- 2^o) Mesure électrométrique du pH dans les divers prélèvements d'eaux naturelles, préalablement portés à la température du laboratoire; puis construction, pour chacun d'entre eux dont la salinité diffère, de sa droite représentative, parallèle à la droite étalon. Un brassage conjoint avec la solution étalon donne le dpH, nécessaire pour effectuer ce tracé. Les concentrations en CO_2 des prélèvements se déduisent ensuite facilement de leurs pH par la méthode graphique.

*

Clef de voûte de la méthode, le brassage gaz-liquide nécessite un appareillage spécial qui va être décrit maintenant, en même temps que seront précisés quelques points techniques particuliers.

III - APPAREILLAGE ET REACTIFS

Pour le détail de la technologie concernant l'acidimétrie en retour (Annexe I) nous renvoyons à RODIER (1959) ou AFNOR (90-011, 1953), et nous traiterons ici seulement des particularités propres à notre technique, dans l'appareillage ou les réactifs.

- 1°) L'appareil mélangeur gaz-liquide (Planche 10) :

- constitué par une chambre hermétique : cristalliseur de diamètre 30 (capacité d'environ 8 litres), posé renversé sur une surface bien plane : en bois recouvert d'une feuille de caoutchouc lisse et épaisse de quelques millimètres. Le poids du cristalliseur et l'humectation préalable du caoutchouc assurent une étanchéité suffisante, pour des pressions de gaz intérieure et extérieure très voisines.

- l'alimentation de cette chambre se fait par son plancher : ... en électricité pour le fonctionnement d'un moteur, ... en gaz carbonique pour enrichir l'air intérieur. Ce CO_2 transporté à l'aide d'une seringue médicale est injecté dans un court appendice en caoutchouc fermé à son extrémité libre et rempli d'eau ; cette dernière assure là encore l'étanchéité, en même temps que la pénétration dans la chambre d'un gaz plus lourd que l'air.

- à l'intérieur, une micropompe électrique à circulation de gaz fonctionne par vibration d'un cylindre souple muni de soupape.* Commandée de l'extérieur (prise électrique), cette pompe aspire l'air carbonique de la chambre et le pulse dans 4 ou 6 Erlenmeyers contenant divers échantillons d'eau de 200 ml ; cela au travers d'une tubulure souple et ramifiée dont les extrémités sont aveuglées par une lame de verre fritté ou plus simplement un diffuseur d'aquarium.** Des pinces de Mohr à vis permettent la distribution équitable du courant gazeux

* Aérateur d'aquarium, genre "Belbul".

** Le diffuseur d'aquarium, avec des bulles plus petites, assure une équilibration plus rapide. Il peut avoir par contre l'inconvénient d'être légèrement "solubilisé" par une eau riche en CO_2 de très faible salinité, comme nous l'a montré un contrôle du TAC après barbotage. (Annexe IV).

entre les différentes branches (objectivée par un barbotage comparable dans les Erlenmeyers). Ces derniers sont couverts d'un bouchon en polytène, non jointif pour rester perméable au gaz pulsé ; on évite ainsi les projections de liquide entraînant des mélanges, ou des pertes gênantes lorsque le volume est exactement mesuré en vue d'une acidimétrie.

Le barbotage en circuit fermé réalisé par cet appareillage aboutit après un temps suffisant, fonction de la puissance de l'aérateur et de la masse liquide, à une équilibration des températures et des pressions partielles des gaz, dans les deux phases liquide et gazeuse.

- L'étalonnage de l'appareil consiste justement à déterminer le temps nécessaire et suffisant pour obtenir cette équilibration. On utilise deux eaux de même salinité : l'une riche en CO_2 (eau de source), l'autre pauvre (la même longuement aérée par un aérateur d'aquarium). Des échantillons de chacune sont brassés avec un air enrichi de CO_2 pendant des temps croissants de 10 en 10 minutes. Chaque fois, mesure des pH finals, puis renouvellement par des échantillons identiques et un même mélange gazeux. L'égalisation des pH dans les deux eaux, et la constance de la valeur trouvée quand la durée du brassage s'allonge encore, annoncent l'achèvement de l'équilibration des tensions en CO_2 .

La durée minimum nécessaire pour atteindre ce résultat est alors augmentée d'une marge de sécurité suffisante pour n'avoir pas à tenir compte d'éventuelles variations de température, de tension électrique, etc... susceptibles de l'infirmier. Par exemple pour notre montage^{*}, le temps minimum trouvé (30 à 40 mn) fut standardisé à 60 minutes.

* Débit de la pompe : environ 30 litres d'air/heure.

- 2^o) Gaz carbonique pour alimentation du mélangeur

Le CO₂ utilisé provenait d'une bouteille industrielle de gaz liquéfiée, munie de son détendeur. Dans d'autres cas, nous l'avons fabriqué nous-mêmes selon un procédé chimique simple.

Quelle qu'en soit l'origine, il est de toutes façons utile d'en avoir toujours une certaine quantité immédiatement disponible, à la température et à la pression atmosphérique ambiantes. A cet effet, une bouteille de Wolf placée à l'intérieur d'un récipient de même hauteur réalise une sorte de gazomètre (fig. 10). L'eau s'échappe librement par l'orifice inférieur de la bouteille lors de son remplissage, et permet également en réglant le niveau extérieur d'agir sur la pression du gaz contenu. L'huile de paraffine interposée dans la bouteille entre l'eau et le CO₂ évite la dissolution de ce dernier.

Le remplissage du gazomètre par du CO₂ "industriel" s'effectue en trois temps :

- 1^o) la bouteille est totalement remplie d'eau par aspiration buccale ;

- 2^o) puis, pince de Mohr fermée, l'eau du récipient est vidée par siphonnage pour les 9/10èmes ;

- 3^o) le tuyau de caoutchouc du gazomètre est alors directement branché sur la tétine du détendeur - débitmètre débitant déjà son CO₂, en même temps que l'on ouvre la pince de Mohr. Emplir de gaz jusqu'à coïncidence des niveaux intérieur et extérieur. Ultérieurement, cette coïncidence sera maintenue par addition d'eau au fur et à mesure de l'utilisation du CO₂, pour le garder à la pression atmosphérique ; quant à sa température, elle s'équilibre d'elle-même.

Pour l'obtention de CO_2 "chimique", la bouteille débouchée était à peu près remplie d'eau en même temps que la conserve. On introduisait alors rapidement par le goulot deux petits paquets tubulaires en papier filtre contenant l'un de l'acide tartrique et l'autre du bicarbonate de sodium, en quantité équivalente ; mise en place rapide du bouchon. Le dégagement du CO_2 est ensuite facilité en vidant presque totalement la conserve par siphonnage pour créer dans la bouteille une dépression.

Le prélèvement du CO_2 s'opère par ponction du tube de caoutchouc avec une aiguille courte et fine à biseau court^{*}, montée sur une seringue médicale de 20 ml, au piston graissé à la vaseline siliconée.

Il importe peu en définitive que l'appareillage ou le transport à la seringue soient rudimentaires et ne permettent pas une précision rigoureuse, ou bien encore que le CO_2 soit souillé d'air,^{**} seuls compteront en effet les teneurs dosées dans les échantillons d'eau et non les volumes approximatifs apportés au mélangeur.

- 3^e) Solution étalon bicarbonatée calcique

- Le principe en a été vu plus haut : des eaux différentes accusent, après équilibration à un niveau quelconque de leurs pCO_2 respectives, des différences de pH constantes en rapport avec leurs salinités. En se référant donc à une même solution étalon, de salinité donnée et dont la courbe représentative a été établie, on simplifie les opérations visant à construire pour chaque eau naturelle successivement étudiée sa propre droite représentative de la fonction $\log/\text{CO}_2/ = f(\text{pH})$.

* du type : "à ponction veineuse".

** les ponctions répétées de la tubulure du gazomètre en rendent le caoutchouc rapidement poreux, le CO_2 fuit ou se mélange d'air : la renouveler donc assez souvent.

Seul en effet un changement de température peut modifier la courbe représentative de cette solution de référence^{*} ; mais en un cycle annuel on parvient vite à posséder une demi-douzaine de graphiques correspondant, à quelques degrés près, à toutes les températures possibles selon la saison dans un laboratoire donné.

Dès lors, les dosages acidimétriques pratiqués et les courbes étalons obtenues étant acquis une fois pour toutes, la méthode va se réduire au plan des manipulations à des mesures de pH sur les prélèvements :

- 1^o) après récolte et équilibration thermique, pour détermination graphique ultérieure de leurs $/CO_2/$.

- 2^o) après équilibration des pCO_2 avec l'étalon, pour en déduire le dpH, nécessaire et maintenant suffisant, au tracé de leurs propres courbes.

Nous avons choisi cet étalon à base de bicarbonate de calcium, et sous une concentration voisine des taux moyens d'alcalinité habituellement trouvés dans la nature (3 mé/l). Cela à cause de la prévalence de ce sel dans les eaux étudiées par nous, et de ses propriétés : on jouit ainsi d'une bonne stabilité de l'aiguille du pHmètre, en même temps que d'un pH voisin de celui des eaux naturelles pour une même teneur en CO_2 libre^{**} ; or le groupement des valeurs à mesurer dans la même zone de l'échelle des pH assure en électrométrie la précision maxima (AFNOR 90-008,3).

* Annexe III.

** Annexes IV et V.

- préparation : mettre dans un erlenmeyer de 1 000 ml un peu plus de 150 mg de CO_3Ca pulvérisé (soit plus de 3 mé de calcium). Remplir à moitié d'eau distillée, et fermer hermétiquement avec un bouchon de caoutchouc muni du même dispositif que le gazomètre, pour l'introduction de CO_2 (schéma). Injecter ensuite à la seringue environ 100 ml de CO_2 et agiter vigoureusement pendant 5 minutes. En 24 heures environ et deux ou trois agitations, le CO_2 se dissout et réagit avec le CO_3Ca pour former du bicarbonate soluble. La solution totalement clarifiée est alors complétée à 1 000 ml par de l'eau distillée. Titrer par $\text{ClH N}/10$ à pH 8,20 et ajouter eau distillée q. s. p. $\text{TAC} = 3 \text{ mé/l}$.

Conservation dans un flacon bouché ^à émeri, à col vaseliné. Du CO_2 en excès est nécessaire à la stabilité, mais trop pourrait gêner les opérations d'équilibration ; il faut donc, par de simples agitations en présence d'air avec ou sans CO_2 , enrichir ou appauvrir la solution pour atteindre un pH compris entre 7,50 et 7,80 (à contrôler de temps à autre).

Cette solution carbonique de bicarbonate de calcium (titrant 3 mé/l de Ca) peut resservir indéfiniment sans être renouvelée.*

- 4^e) Eau dépourvue de CO_2 pour l'acidimétrie :

Les 400 ml d'eau distillée nécessaire à deux titrations sont la veille du dosage portés à ébullition pendant 5 à 10 minutes, dans un erlenmeyer de 1 000 ml fermé par le même dispositif que le gazomètre, pince de Mohr ouverte (fig. 10-4). Cette pince sera fermée en fin d'ébullition juste avant l'extinction du chauffage, de telle sorte que se produira par refroidissement un vide poussé.

* Un contrôle du T. A. C. après 15 mois d'usage nous a montré une variation de 0,02 mé/l, laquelle correspond à l'imprécision même du dosage.

L'équilibre thermique avec le laboratoire se réalisera au cours de la nuit, sans aucune agitation et sous un vide relatif, toutes conditions défavorables à une remise en solution du CO_2 de l'air.

C'est cette "eau sans CO_2 " qui le lendemain sera titrée par acidimétrie pour servir de référence dans le dosage en retour. (AFNOR : 90-011,6).

- 5°) Electrométrie

Le CO_2 libre dissous se caractérise par sa propension fâcheuse à diffuser vers l'atmosphère à l'occasion de la moindre agitation, du moindre transvasement ; diffusion d'autant plus rapide en particulier que la surface libre du liquide est grande relativement à son volume, et sa température plus élevée.

Ces notions ont inspiré le dispositif figuré sur notre schéma (fig. 10). Travailler sous huile de paraffine en effet, comme cela est pratiqué dans les mesures de pH sanguin, nous a paru présenter plus d'inconvénients pratiques que d'avantages réels.

A travers une fine tubulure l'eau est déplacée, par pulsion ou aspiration buccale, directement du récipient de récolte ou de l'erlenmeyer du mélangeur dans une chambre de mesure. Cette chambre elle-même, haute par rapport à son diamètre, ménage un intervalle inférieur à 5 mm entre sa paroi et la double électrode concentrique en position axiale.* Deux ou trois aller et retour du liquide, sans remous violents, le rendent homogène et rincent l'électrode du prélèvement précédent

* Electrode TCBC et pHmètre TS4 - Tacussel.

(entre deux mesures éloignées, cette électrode baigne dans une eau de source "agressive" du point de vue carbonique, et de salinité du même ordre que les solutions étudiées). Empêcher la retombée du liquide par fermeture de la pince de Mohr, et attendre une minute avant d'établir le contact pour lecture de la mesure. Renouveler le liquide et confirmer cette mesure après une nouvelle attente, contact coupé.*

Dans ces conditions, les résultats sont extrêmement fidèles et précis.

IV - PRATIQUE DE LA METHODE

Nous donnerons ici à titre indicatif la succession des opérations, en même temps qu'un aperçu des problèmes rencontrés et des solutions provisoirement adoptées.

I. - Premier jour

- a) sur le terrain : récolte des prélèvements.

Ils sont effectués dans le cours d'eau à l'aide d'une bouteille spéciale (fig. 10) posée au contact même du fond où vit la faune étudiée, car il arrive assez souvent que l'eau d'une rivière se stratifie en couches physiquement et chimiquement différentes, par exemple

* Une attente au moins aussi longue, contact non établi, est à pratiquer lors de l'étalonnage du pHmètre (titrisol Merck.pH 7,00 ou Fixanal Riedel de Haën.pH 8,00) ; la stabilisation de l'aiguille en effet n'est pas immédiate. Par ailleurs, en laissant le contact établi, on risque de perturber l'équilibre ionique de la solution par le champ électrique créé.

en aval d'une source submergée ou d'un confluent. Le liquide est ensuite transvasé par gravité en évitant toute agitation, dans des bouteilles de boisson gazeuse de 250 ml à fermeture mécanique avec joint de caoutchouc.* On vérifie après la fermeture l'absence de toute bulle d'air emprisonnée. Ce mode d'occlusion sans espace vide reste la règle quelle que soit l'importance du prélèvement.

- b) au laboratoire : stockage des prélèvements (et éventuellement préparation d'eau distillée sans CO_2).

Si l'on doit pratiquer une acidimétrie pour le tracé d'une courbe étalon, l'eau distillée nécessaire sera préparée selon la technique indiquée précédemment, puis abandonnée au laboratoire jusqu'au lendemain en même temps que les prélèvements récoltés, pour équilibration des températures.

- Pour ces derniers se pose le problème de leur bonne conservation, du point de vue de la teneur en CO_2 libre. Celle-ci ne fait pas de doute dans le cas d'une eau pure contenant du CO_2 "en excès" : l'occlusion hermétique sans espace vide empêche en effet toute espèce de diffusion d'un gaz qui, par définition même, excède les possibilités de réaction des autres ions présents dans la solution. Il n'en est pas de même dans au moins deux cas, où le stockage est susceptible de s'accompagner d'une modification du taux initial de CO_2 libre** :

* Des ampoules à prélèvement d'eau, avec robinets d'entrée et de sortie en verre rodé seraient évidemment supérieures du point de vue technique. Les prix le seraient aussi.

** Nous signalerons pour mémoire une troisième possibilité de variation du CO_2 libre en cours de stockage : l'attaque par un prélèvement "agressif" des carbonates déposés pendant sa conservation par un précédent prélèvement "incrustant". C'est parce qu'un simple rinçage des bouteilles est suffisant pour décaper ces dépôts, que nous conservions celles-ci dans l'intervalle de deux récoltes remplies d'une eau distillée ou agressive (source) pour à la longue les dissoudre.

... 1 - Cas d'une eau fortement souillée de matières organiques en suspension : Dans cette éventualité fréquente en pratique écologique (par exemple eau interstitielle d'un sol immergé) l'activité microbienne se poursuit à l'intérieur de la bouteille et d'autant plus que l'eau est à température élevée, avec utilisation de l'oxygène dissous et production de CO₂ qui vient s'ajouter au taux initial.

On pourra pallier à cela en mesurant le pH dès retour au laboratoire, après une équilibration rapide des températures par passage au bain-marie. On pourra encore conserver l'eau jusqu'au lendemain au voisinage de zéro degré (ce qui réduit à peu de chose l'activité microbienne), avec même réchauffement rapide ensuite.

2 - Cas d'une eau pauvre en CO₂, "incrustante". Eventualité encore plus fréquente : grande chaleur estivale, éloignement de la source, débit faible, cours semé de rapides et de cascades... toutes ces conditions favorisent la fuite du CO₂, dont l'eau peut se trouver surappauvrie. Ainsi des pH de 8,50 - 8,60 que nous avons relevés à 25° dans l'Hérault traduisaient une sursaturation en carbonates alcalino-terreux. De telles eaux sont profondément déséquilibrées, "incrustantes": la précipitation des carbonates témoigne de leur tendance à retrouver un équilibre. Simultanément les bicarbonates de Ca et Mg se décomposent jusqu'à ce que soit reconstituée la teneur nécessaire en CO₂ libre.

Or cet ensemble de réactions, qui peut se schématiser comme suit



va se poursuivre durant le stockage. On peut effectivement constater dans une telle eau après quelques jours un abaissement à la fois du pH initial et du T. A. C., cependant que le taux du CO₂ dosé se relève.*

* Annexe VI : Variation d'une eau incrustante en cours de stockage.

Mais cette variation de $/CO_2/$ est d'importance très minime, inférieure dans le cas d'un stockage limité à une nuit à l'imprécision inhérente au dosage lui-même ; aussi n'en avons nous pas tenu compte, sinon pour ne point trop tarder.

II. - Second jour (au laboratoire) :

- a) établissement de la droite "Etalon".

Cette opération, quoique ne faisant pas partie de la routine de la méthode, nous paraît devoir être renouvelée périodiquement soit à titre de vérification, soit à chaque changement saisonnier important de la température du laboratoire.*

Nous pratiquions deux équilibrations successives des pCO_2 , en présence l'une de 10 l'autre de 80 ml de ce gaz, qui nous donnaient avec notre installation des teneurs dosées de l'ordre de $0,20^{**}$ et $0,75$ mé/l, valeurs "encadrantes" pour les concentrations observées dans la plupart de nos prélèvements. Des quatre erlenmeyers du mélangeur, l'un contenait 200 ml environ de solution étalon valable pour toute la suite des opérations, les trois autres au contraire 200 ml exactement d'eau distillée, destinés à être additionnés de soude tartrée à la fin de chacun des brassages, avant toute manipulation, puis titrés.***

* Annexe III.

** Des concentrations dosées trop basses (inférieures à $0,20$) nous ont paru donner des courbes aberrantes, en tout cas dispersées.

*** Acidimétrie avec burette graduée au $1/20^{\text{ème}}$ de ml - agitateur magnétique - HCl N/10 (Titrisol Merck) en goutte à goutte très lent, surtout en fin de dosage et à basse température - Ecart maximum observé entre les 3 résultats : $0,03$ ml d'acide titrant correspondant à $0,03$ mé/l de CO_2 .

- Acidimétrie de référence sur "eau sans CO_2 " préparée la veille. Electrométrie sur la solution étalon, avec mesure de sa température.

Les pH et concentrations en CO_2 ainsi mesurés donnent deux points représentatifs permettant de tracer sur papier semi-logarithmique la "droite étalon" (pour la température notée).

- b) mesure du pH (et du TAC) des prélèvements. Peut s'effectuer pendant les temps libres aussitôt après la mise en route des équilibres précédentes. Contrôler toujours les températures après l'electrométrie.

- c) détermination du dpH,
puis de CO_2 par déduction graphique.

Quatre à six Erlenmeyers de 200 ml : l'un de solution étalon, les autres de prélèvements d'origines diverses, sont soumis à barbotage en présence de 20 à 40 ml de CO_2 (donnant des concentrations de l'ordre de 0,30 à 0,50 mé/l). Electrométrie terminale.

Le dpH des diverses eaux ainsi obtenu, on pourra alors tracer pour chacune sa droite représentative, parallèle à la droite étalon, et déduire ensuite graphiquement la teneur en CO_2 correspondant au pH d'origine.

Un dernier problème pratique se pose ici : celui du choix des prélèvements à comparer à l'étalon pour détermination de leur dpH ; la durée d'un barbotage justifie en effet que l'on réserve ceux-ci aux seules eaux de salinité singulière. Le dosage du TAC s'il est pratiqué rend très simple cette sélection (Annexe V). S'il ne l'est point, sans hésitation aucune chaque source ou rivière nouvelles, l'eau d'une même

rivière également chaque fois qu'on la peut croire modifiée (en aval d'un confluent, à une époque différente...), méritent que l'on détermine leur dpH...

Soit maintenant une série de prélèvements étagés sur un même cours d'eau : elle permettra de discerner une évolution, chose bien préférable à une connaissance statique (c'est là que notre méthode trouve sa pleine justification et dévoile ses avantages). Mais va se poser un problème particulier : l'opérateur se trouve partagé entre le désir d'éviter la mesure fastidieuse du même TAC dans chaque prélèvement d'une eau apparemment égale à elle-même, et la crainte de méconnaître une variation occulte de ce TAC (laquelle d'ailleurs peut n'être que saisonnière ou très locale) ; ainsi, variation par mélange avec une source immergée insidieuse, avec un suintement riverain fort de l'absence de courant à l'étiage dans une crique écartée, variation retardée par mélange avec une veine liquide issue loin en amont d'une eau confluente mais demeurée telle quelle grâce à un flux linéaire, variation occulte encore par précipitation calcaire dans une eau d'aval surchauffée au maigre débit, etc... Dans tous ces cas, à défaut du TAC, la mesure du dpH trouvera son indication dans une température insolite au milieu de la série des prélèvements, dans un pH brusquement abaissé ou au contraire dépassant 8,00, dans tout signe qui sur le terrain pourrait faire soupçonner l'eau d'être soit incrustante (galets ou algues encroûtés de granulations) soit métissée d'un apport étranger à la rivière (faille, lentille argileuse en surplomb, végétation particulière ou humidité inexpliquée des rives, etc... voir plus loin : écologie)... etc.

V - DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous avons déjà présenté en cours d'exposé divers avantages qui nous paraissent justifier cette méthode mixte ; nous ne ferons donc que les rappeler brièvement ici :

1. En ce qui concerne la précision^{*} : elle est la plus grande possible dans l'acidimétrie pratiquée sur eau distillée carbonique, très grande également dans les mesures électrométriques - Pertes en CO_2 quasi-nulles du fait des manipulations réduites - Toutes les opérations effectuées à même température permettent de faire abstraction de ce facteur - Enfin les mesures "en retour" atténuent les erreurs éventuelles, imputables à des réactifs détériorés.^{**}

2. Le dosage nous paraît plus spécifique que l'acidimétrie simple, puisque des acides faibles non volatils comme la silice, divers acides humiques ou organiques... (déplacés par une eau hypogée en milieu acide du complexe pédologique organo-minéral) peuvent influencer le dpH sans pour autant modifier les résultats. Avantage certain dans le cas d'eaux naissantes du sol ou interstitielles, dont les teneurs en CO_2 peuvent en outre être déterminées sans filtration préalable malgré une souillure manifeste, et sur un échantillon des plus réduits.

* Annexe II : Comparaison des résultats obtenus par diverses méthodes de dosage du CO_2 libre.

** Répartie en flacons de polytène de 125 ml maintenus pleins, hermétiquement clos, et successivement mis en service, la solution pH-étalon conservée aux alentours de 15° nous a montré après 3 à 6 mois une différence de l'ordre de 0,02 avec une solution fraîchement préparée.

Conservée dans des conditions similaires (flacons pyrex 250 ml B.E. à col vaseline) la soude tartree se détériorait davantage relativement à une solution fraîche (acidimétries sur eau distillée, comparées). Nous la renouvelions tous les trois mois environ.

3. Enfin du point de vue rapidité : le gain nous paraît capital si l'on opère, ainsi que nous le croyons souhaitable dans l'étude d'un facteur aussi inconstant, sur un grand nombre de prélèvements. Non seulement en effet la même droite étalon peut servir aussi longtemps que la température demeure inchangée à quelques degrés près dans le laboratoire, mais encore une demi douzaine de droites représentatives suffisent habituellement à la totalité des besoins annuels : la méthode abrégée alors au maximum se réduit à des mesures de pH, après équilibration thermique d'une part, après équilibration des pCO_2 en même temps que l'étalon d'autre part.

4. En pratique écologique, l'imprécision intervient avant tout dans la construction de la droite étalon (malgré le titrage effectué trois fois) ; elle porte donc essentiellement sur les teneurs absolues en CO_2 . Les valeurs relatives par contre, pour des prélèvements échelonnés sur un même cours d'eau ou dans la comparaison entre plusieurs, sont fidèlement respectées. Or n'est-ce pas cela qui importe d'abord à l'écologiste : la vision exacte d'une évolution dans l'espace et dans le temps, la possibilité de comparer deux biotopes, plus encore que la connaissance de taux absolus au demeurant éminemment variables ? Si tel est bien le but poursuivi : cerner au plus près la dynamique du CO_2 libre dans la nature et par là contribuer à définir des conditions d'existence, il nous paraît que la méthode exposée ici pourrait rendre d'utiles services.

*

* *

CHAPITRE DEUXIEME : LA NOTION DE GRADIENT CARBONIQUE

- généralités et expérimentation -

- 1°) De la respiration des sols biologiques au gradient carbonique des eaux courantes -

- Le CO_2 produit par la respiration des sols, et accumulé, se dissout aisément dans les eaux météoriques infiltrées qu'il aide à dissoudre à leur tour diverses substances "compagnes".
- L'émergence de telles eaux souterraines donne le signal d'un processus inverse : la fuite du CO_2 remet en question le maintien en solution de ces substances associées : notion de G. C. hydro-pédologique d'aération des eaux courantes, qui prétend englober cette évolution complexe centrée par la variation dégressive du CO_2 dissous.

- 2°) Gradient Carbonique Expérimental (effets de l'Aération) :

- baisse de CO_2 et hausse du pH.
- incrustation calcaire, floculation colloïdale ; cas particulier du fer (rôle de O_2 et CO_2) ; appauvrissement hydro-chimique corrélatif : la pédologie "exprime" l'hydrologie.

- 3°) Influence de la Température sur le gradient carbonique expérimental :

- diffusion du CO_2 libre : plus rapide et plus achevée à chaud,
- oxydation et insolubilisation du fer : plus précoce et complète ($\text{CO}_2 = \text{cte}$).

Conclusions la notion de G. C. - Centrée par le CO_2 dissous, mais complexe : substances-compagnes et influences extérieures, de la température surtout.

Chez la plupart d'entre nous, les souvenirs scolaires associent le gaz carbonique tantôt à un expérimentateur soufflant pour la troubler dans de l'eau de chaux, tantôt au monde végétal qui avec l'aide du soleil tire profit de notre déchet respiratoire menaçant par sa toxicité, tantôt enfin à une quelconque eau thermale plus ou moins pétillante.

Sous une forme différente, certaines de ces notions élémentaires se retrouveront dans notre thèse : production de CO_2 par les êtres vivants, couple CO_2 -calcaire dans la nature, nutrition végétale... mais d'autres non qui sans être niées seront délaissées voire contredites : le CO_2 des eaux envisagé ici n'aura rigoureusement rien à voir avec le thermalisme ; quant à son aspect détritique et toxique, nous essayerons d'en voir l'autre face : un visage constructif et utilitaire pour des vivants hétérotrophes. Le paradoxe que l'on peut dénoncer dans cette dernière attitude justifie à nos yeux ce préambule : chacun se doit toujours en effet d'être méfiant vis-à-vis de la "préhistoire" oubliée de sa propre conscience scientifique ; préhistoire obscure, et donc d'autant plus susceptible de gauchir à son insu sa neutralité objective.

Ce paradoxe encore nous a incité à redoubler de prudence, à refuser tout raccourci, d'où ces longues voies, parfois détournées, que nous emprunterons pour parvenir au but ; que le lecteur ne se lasse point.

Pour aborder la question complexe du gradient carbonique des eaux courantes, nous avons suivi un ordre inverse de ce qu'il fut effectivement dans notre recherche : après une esquisse très générale de l'aventure hydro-géologique du CO_2 dans la croûte terrestre, l'expérimentation hydrologique au laboratoire nous servira à dénombrer

pour le gradient carbonique ses éléments constitutifs et les principaux facteurs qui l'influencent, à introduire une sorte de schéma théorique, esquisse plus que véritable définition du gradient carbonique.

Dès lors les chapitres suivants, d'analyse et d'observations, consacrés à l'étude de ce gradient dans les conditions naturelles, feront figure d'application ou de vérification de ce schéma. Au lecteur de rectifier alors de lui-même : c'est la théorie que l'on a induite des faits, et non ceux-ci qui découlent d'elle, et qu'il pardonne l'artifice : la clarté de l'exposé nous a paru à ce prix.

*

I - DE LA RESPIRATION DES SOLS BIOLOGIQUE
AU GRADIENT CARBONIQUE DES EAUX COURANTES.

Le CO_2 des eaux courantes, thermales exceptées, trouve son origine dans les sols superficiels, zone frontalière de la biosphère et de la lithosphère. Dans ceux-ci, on peut distinguer un support solide organo-minéral, plus ou moins finement divisé, et deux phases dispersées à l'intérieur de ce support : l'une gazeuse, l'autre liquide.

La première : l'atmosphère des sols, en relation différée avec l'air, fournit avant tout l'oxygène nécessaire au métabolisme aérobie des microorganismes du sol (bactéries, algues et champignons, microfaune...), plus accessoirement d'une macroflore (griffe racinaire des végétaux supérieurs) ou d'une macrofaune (invertébrés et

même vertébrés), tous êtres vivants puisant dans le support leur combustible organique ou leur aliment minéral.

La seconde phase, liquide : eau capillaire du sol, dissout à la température et sous la tension ambiantes les gaz présents, dont en particulier le CO_2 produit par ces diverses respirations, et trente fois plus soluble que l'oxygène. La solution acide carbonique résultante corrode alors et solubilise le support minéral ; mais la gravité, l'apport des eaux d'infiltration, seront à l'origine d'un courant de circulation, d'où "lessivage" permanent du sol biologique, des réseaux microscopiques qui confluent en des réseaux macroscopiques : eaux souterraines dont certaines reviendront à la lumière du jour, là même où commence notre étude.

Tel est le schéma général de cette fraction hypogée du cycle du carbone avant l'émergence d'une source. Nous croyons utile cependant avant de poursuivre plus avant d'insister sur certains points :

- 1^o) Si la pauvreté de l'atmosphère en CO_2 est très grande (0,03 %), où sa présence n'influence guère semble-t-il que les végétaux autotrophes, la pression de ce gaz au contraire se décuple ou plus encore dans le sol par l'intensité des combustions, jointe aux difficultés mécaniques de la diffusion à l'atmosphère.

- 2^o) La production du CO_2 , en rapport avec l'activité biologique du sol, en aura donc les servitudes et les péripéties : subordination aux facteurs température et humidité, rythme annuel à quatre temps découlant de la variation de ces facteurs (simultanément favorables aux saisons d'équinoxe, et défavorables à tour de rôle aux saisons de solstice).*

* Annexe VIII : "Relation entre les conditions météorologiques d'un bassin versant, et la richesse des sources en CO_2 et autres minéraux".

- 3^o) L'accumulation du CO_2 dans le sol, parallèle d'ailleurs aux difficultés de l'oxygénation, dépend pour sa part de la perméabilité plus ou moins grande de ce sol : un limon par exemple finement poreux, et cela d'autant plus qu'une teneur élevée en eau en viendra partiellement aveugler les pores, accumulera CO_2 (sol asphyxique, pauvre en O_2) ; un gravier au contraire ou un calcaire fissuré, tous deux de grande porosité, et d'autant plus encore que la dessiccation accroîtra leur perméabilité pour les gaz, seront plus oxygénés et moins riches en CO_2 .

- 4^o) La solubilité particulière du CO_2 fait le reste ; l'eau capillaire enrichie par ce double processus de production et d'accumulation se livre à une attaque en règle des minéraux du sol. Le constat du poète vaut pour eux : "ils ne mouraient pas tous, mais tous étaient frappés..." et l'inégalité de leur comportement devant l'agression solubilisante se reflètera non seulement dans la composition des eaux à l'émergence, mais encore dans le gradient hydro-pédologique de décarbonisation. L'attaque en effet entraîne deux sortes d'effet, en corrélation : la "fuite de l'agressé" (mobilisation des cations : Ca, Mg, Fé, Cu, Mn, Al..., des anions : SiO_2 , humates...), en même temps que "l'épuisement de l'agresseur" dont témoigne la saturation, allant parfois jusqu'à 90 %, de la première fonction acide du CO_2 fourni par la respiration du sol.

- 5^o) On ne saurait enfin méconnaître le rôle d'appoint non négligeable joué dans cette mobilisation par le manque relatif d'oxygène (faible potentiel d'oxydo-réduction) : la forme sous-oxydée de plusieurs métaux à valence multiple étant incomparablement plus soluble que la forme sur-oxydée (Fer, Manganèse, Cuivre...). Influence également de la température du sol, moins excessive cependant que dans l'atmosphère.

A L'EMERGENCE, une eau souterraine reprend contact avec l'air d'où rupture de son équilibre hypogée; perturbé par les conditions thermiques différentes et surtout les tensions différentes dans l'atmosphère de l'oxygène et du gaz carbonique. Les transformations qui vont en résulter constituent d'une certaine façon le processus inverse de celui que nous venons de décrire, par lequel une eau météorologique infiltrée dans le sol y acquerrait progressivement les caractères hypogées.

Du point de vue de la Température, les saisons extrêmes provoquent dans des sens opposés les variations les plus importantes ; mais sans doute le réchauffement estival, accélérateur de toute réaction physique (diffusion...) ou chimique (ionisation, oxydation...), perturbe-t-il plus brutalement et davantage que le refroidissement hivernal.

Du point de vue des gaz dissous, on peut opposer à l'oxygène déficitaire dans les eaux hypogées, le gaz carbonique excédentaire relativement à l'air, et leur prévoir des variations respectives de sens contraire :

- a) oxygène (et potentiel d'oxydoréduction): l'enrichissement de l'eau en O_2 à partir de l'exurgence ne sera pas sans influencer les substances, dissoutes grâce à leur état sous-oxydé. Mais nous avons déjà vu plus haut que cet enrichissement n'est pas des plus considérables, car en été surtout une eau épigée possède en propre de multiples raisons qui le freinent quand elles ne l'inversent pas.

* L'influence des changements de température sur le "pouvoir oxydant" de l'eau l'emporte largement semble-t-il sur celle des variations de taux d'oxygène dissous, jamais considérables dans une eau courante.

- b) CO₂ libre (et équilibre acido-basique): la variation dégressive de ce gaz au contraire (et celle de l'acidité libre), quantitativement importante et qualitativement unilatérale, l'oppose au précédent dont les changements de taux sont moindres et surtout moins systématiques.

De plus, nous avons vu le rôle du CO₂ dans la mobilisation de nombreux minéraux : une perte portant sur les 3/4 de son taux initial, une alcalinisation de l'ordre d'une unité pH pourront-elles se produire sans dommages pour ces substances dissoutes associées ?

C'est donc cette dernière variation, du CO₂ libre et de tout ce qui s'y rattache, arbitrairement dissociée des deux autres avec lesquelles évidemment elle interfère, que nous allons tenter de décrire sous la dénomination de GRADIENT CARBONIQUE HYDRO-PEDOLOGIQUE D'AERATION. Le terme, et les qualificatifs qui s'y appliquent, veulent préciser à la fois le type de variation, son sujet principal, sa cause et ses modes d'expression privilégiés ; mais il ne faudrait voir dans le mot "carbonique" rien de limitatif, a fortiori d'exclusif pour les diverses substances dissoutes associées dans leur destin à la dynamique de ce gaz.

Le gradient se présente par conséquent d'emblée comme complexe, et rien ne saurait mieux nous y introduire que l'expérimentation hydrologique qui en amorcera le démembrement, nous voulons dire : l'analyse.

 II - GRADIENT CARBONIQUE EXPERIMENTAL :

 (effets de l'aération)

Nous nous sommes efforcé de reproduire au laboratoire les changements progressifs qui résultent pour une eau de source de son aération, nous voulons dire d'un contact prolongé avec l'atmosphère. Ce faisant, il nous a paru utile, autant que facile, de dissocier des processus de diffusion ou d'échange gazeux liés à cette aération l'action de la température : celle-ci en effet influence ceux-là au gré de ses propres normes, distinctes, d'évolution dans la nature (espace et temps).

L'insuffisance des moyens matériels, par contre, nous a empêché d'étudier de façon séparée les variations habituellement conjointes (et inversées) du gaz carbonique et de l'oxygène.

Nous exposerons donc ici successivement deux groupes d'expériences, qui correspondent à la distinction effectuée ; chacun d'eux, quoique centré par la variation carbonique, envisagera par nécessité ses interférences avec celle de l'oxygène.

Expérience 30.05.63

Dispositif expérimental : (fig. 11) - Un réservoir (R) de 16 litres, à parois verticales et muni d'un couvercle flottant destiné à maintenir isolée de l'atmosphère la surface du liquide, est rempli matin et soir d'eau de la source du Buis^{*}, recueillie à l'émergence même et transportée à l'abri de l'air dans des récipients hermétiques.

* Annexe XI et fig. IX, a-b.

- Il alimente, par un siphon à débit réglable (pince de Mohr à vis : D), immergé à son extrémité, un cristallisateur (A) de 8 l de capacité : "eau d'Amont", agitée en permanence par un barreau magnétique en rotation (agitateur M) ; couvercle flottant là encore, dont les trois flotteurs de soutien créent contre-courants et tourbillons.

- L'eau s'écoule ensuite par une tubulure coudée en siphon dans un second récipient cylindrique, haut relativement à son diamètre, pour y subir une première ventilation réalisée par un aérateur d'aquarium du genre "Bell-Bull" (BB).

- Nouveau siphon et nouveau cristallisateur (B) : "eau d'Aval", identique au premier (couvercle et agitation magnétique) sauf l'appoint d'un second dispositif de ventilation semblable au précédent, qui poursuit et achève la décarbonisation de l'eau pour un débit quotidien d'environ 25-30 litres. Un siphon d'évacuation terminal (N) règle enfin le niveau d'eau pour l'ensemble. Par ailleurs, l'air pulsé par l'aérateur est filtré avant barbotage, par passage à travers un tampon de coton hydrophile (F) chargé d'arrêter spores et germes divers présents dans l'air et susceptibles d'ensemencer massivement le liquide.

Quant aux différents siphons de communication, ils se terminent chacun par un petit entonnoir évasé, obturé par un morceau de bas nylon ; ceci rend possible un élevage de Planaires différencié dans les deux cristallisateurs, sans vagabondage intempestif de celles-ci.

L'ensemble a fonctionné de façon ininterrompue pendant environ 40 jours.

- Un tel dispositif juxtapose l'amont et l'aval d'un cours d'eau, que sépare dans la nature non pas tant une distance qu'une durée de contact avec l'atmosphère ; durée dont l'efficacité est multipliée par le brassage de l'eau, remplacé ici par le brassage intensif de l'air au contact de l'eau (barbotage).

Les différences thermiques observables entre l'amont et l'aval aux saisons extrêmes sont par contre supprimées ; l'expérience réalise les conditions climatiques de l'intersaison (exclusion du facteur température) : dans le réservoir et la tubulure d'arrivée en effet, l'eau s'est sensiblement mise à la température ambiante (16°8), au demeurant peu différente de celle de la source (15°5).

Résultats :

- 1°) l'analyse hydrochimique montre, par comparaison avec l'eau d'Amont (A) non saturée en oxygène mais riche de tout son CO_2 libre, que l'eau d'Aval (B) après le double barbotage est saturée en O_2 et considérablement appauvrie en CO_2 libre (perte de l'ordre de 80 %, avec hausse corrélative d'environ 1 unité pH) ; pour une ventilation suffisante relativement au débit, et une température pas trop basse (cf. plus loin : effets de la température), elle devient "incrustante" : le taux de ses bicarbonates alcalino-terreux s'abaisse (TAC : - 10 %).

Pour la période allant du 30 mai au 26 juin 1963, l'analyse nous a donné du point de vue carbonique des chiffres voisins des valeurs suivantes :

<u>eau d'amont (A)</u>		<u>eau d'aval (B)</u>	
T. = 16°9		T. = 16°8	
pH = 7,40-7,24		pH = 8,35-8,05	
/CO ₂ / = 0,90-1,20	mé/l	/CO ₂ / = 0,10-0,20	mé/l
/HCO ₃ ⁻ / = 4,95	mé/l	/HCO ₃ ⁻ / = 4,20-4,60	mé/l

- 2^o) l'observation pédologique montre en (A), après quelques semaines, un léger voile gluant et de couleur rouillée disposé sur le fond et les parois, où le passage du doigt laisse sa trace : il s'agit de limon teinté d'oxyde de fer (l'eau de la source du Buis, jaillie au niveau du Callovo-Oxfordien, provient d'étages sous-jacents fortement carbonatés : les teneurs en fer et silice y sont faibles).

Mais surtout les parois du cristalliseur (B) et son fond plus encore se recouvrent progressivement d'un dépôt rugueux toujours plus dense de microcristaux blancs de calcite.

- Le 26 juin nous ajoutons dans l'eau d'Amont (A) une petite pelote de laine d'acier pour usage ménager : en moins de 24 heures, il apparaît en grande quantité de l'hydroxyde ferrique colloïdal, qui donne à l'eau une couleur rouillée, opalescente, et surtout flocule abondamment tant sur le fond que le plafond du cristalliseur (A) ; le dépôt tend parfois à colmater le filtre de sortie de l'eau, en tissu nylon. Sa répartition dans le circuit se révèle caractéristique : massif en (A), déjà moitié moindre dans la conserve intermédiaire, il se trouve extrêmement réduit en (B) où l'on peut observer le contraste marqué du filtre d'entrée de l'eau, encore fortement teinté, et du filtre de sortie à peu près blanc.

Cet ensemble d'observations met ainsi en évidence :

- 1/ l'agressivité (solubilisante) d'une eau carbonique pour le fer ;

- 2/ la suroxydation ferrique (insolubilisante) qui se produit tout aussitôt dans une eau relativement oxygénée, avant toute décarbonisation ;

- 3/ le dépôt colloïdal enfin du fer (et du limon), préalable à l'incrustation calcaire ; dans la nature le tuf n'est-il pas à peine teinté, tout comme notre filtre de sortie, preuve que le fer s'est déjà déposé plus tôt ?

Le siphon d'évacuation du cristallisateur (B) objective particulièrement bien les différences de mécanismes dans la constitution des dépôts de CO_3Ca et de $\text{Fe}(\text{OH})_3$ (fig. 11). La branche ascendante qui précède la prise d'air, totalement remplie d'eau donc isolée de l'oxygène, est encroûtée de calcite blanche à peine teintée, accumulée surtout "au plancher" c'est-à-dire sur les portions horizontales (rôle de $-\text{CO}_2/$, indifférence à $+\text{O}_2/$, intervention majeure de la gravité dans une précipitation). La branche descendante au contraire, où l'eau ruiselle en présence d'air sans remplir la lumière du tube, se caractérise par sa couleur rouille accusée, sensiblement aussi intense "au mur" qu'au "plancher" (rôle de $+\text{O}_2/$, moindre influence de la gravité dans une floculation).

- Le 4 juillet, en hausse de quelques trois degrés, la température de l'eau dépasse 20° ; on observe alors après nettoyage des deux cristallisoirs la constitution beaucoup plus rapide qu'au début des dépôts calcaires et ferrugineux. En (A), l'eau n'est plus opalescente mais claire avec de gros flocons d'hydroxyde "au plancher". En (B), baisse plus accentuée du TAC, etc...

Expérience 14.12.62

Dispositif expérimental : comparable au précédent sauf les deux différences essentielles suivantes :

- 1/ l'alimentation, en eau, continue, est directement assurée par une canalisation fermée en provenance d'une source : donc ni manipulation, ni stockage même limité. Débit 40 à 50 litres par nycthémère. Température 18-20°. Durée environ : six mois.

- 2/ l'eau de la source du Lez, jaillie de marnes berrias-siennes est plus riche en calcaire (+ 25 %), en CO₂ (+ 50 %), et surtout en fer et dérivés de la silice.

Résultats :

- 1/ Outre la précipitation calcaire en (B), plus abondante, on observe en (A) la constitution naturelle d'un très important dépôt floconneux, gluant, de couleur beige, sur le fond autant que sur les parois où il forme des filaments oscillant dans la masse liquide en mouvement. Colmatage des tubulures et filtres, gênant pour la circulation de l'eau. Comme dans la précédente expérience, cette floculation de colloïdes minéraux, ici essentiellement argileux, se produit avant l'incrustation calcaire, se présente moins comme un dépôt (physique) que comme une agglutination (chimique), le premier obéissant davantage à la gravité que la seconde.

- 2/ Deux clous, plongés respectivement dans les bacs (A) et (B), montrent en quelques jours des aspects différents qui précisent encore le rôle joué vis-à-vis du fer par O₂ et CO₂. Dans l'eau carbonique d'Amont, la surface métallique reste à nu, le clou s'entoure sur le fond du cristalliseur d'un dépôt d'hydroxyde disposé en

auréole, dont la teinte s'estompe en s'éloignant du centre : on peut conclure de ces traits que l'eau (carbonique et relativement oxygénée) agressive pour le fer, l'a dissout dans un premier temps, puis insolubilisé par suroxydation dans un second temps. Dans le cristalliseur (B) au contraire, le fer est recouvert tout comme l'ensemble d'un film continu de CO_3Ca jouant un rôle protecteur, et l'auréole d'hydroxyde à peu près nulle ici signifie non pas l'absence d'oxydation mais d'une mobilisation préalable du fer par le CO_2 . D'où l'on peut conclure que, même protégé de l'oxydation, le fer ne saurait exister à l'état dissous en l'absence de CO_2 libre (eau d'aval).

- 3/ Le passage de l'eau dans le bac (A) s'accompagne en hiver d'un réchauffement de plusieurs degrés^{*}. On y observe alors, même après plusieurs heures de contact avec l'air dans une réserve intermédiaire d'eau non agitée, l'apparition de très nombreuses petites bulles gazeuses sous le couvercle et sur les aspérités des flotteurs ; celles-ci provoquent parfois dans les tubulures, lieu de réchauffement privilégié, une véritable "embolie gazeuse". Le phénomène objective sans doute l'effet d'une dépression hydrostatique sur des gaz dissous dans la canalisation sous une pression supérieure à celle de l'atmosphère ; leur sursaturation qui résulte de la dépression incite ces gaz à un départ massif sous forme de bulles. Mais la chute de pression n'est pas seule en cause comme en témoigne l'absence de bulles sur les parois du récipient préliminaire et leur présence après réchauffement sur celles du cristalliseur (A) : ici l'élévation thermique a accentué ce qui pouvait persister de la sursaturation en gaz après le premier contact avec l'air.

* L'eau provenant de l'extérieur, prend la température du laboratoire : 18-20°.

Nous pouvons citer quelques chiffres empruntés à BENEZECH^{*} : la solubilité de l'air s'abaisse d'environ 12 % entre 10° et 20° (oscillation saisonnière courante dans l'aval des rivières) ; celle du CO₂, cent fois plus grande, s'abaisse du double soit environ 25 % pour la même élévation thermique ; CO₂ est à 20° moitié moins soluble qu'à 0°, tandis que O₂ a perdu seulement le tiers de sa solubilité.

Bref, la température favorise et accélère le départ des gaz dissous en sursaturation ; or tel est bien le cas du CO₂ dans une eau de source.

*

EN CONCLUSION de ce premier groupe d'expériences, nous avons mis en évidence pour une eau hypogée les effets suivants de l'aération (à température constante) :

... du point de vue hydrologique :

I - la baisse de /CO₂ total/ (Σ CO₂) en deux temps successifs : perte d'abord par diffusion seule de la quasi totalité du CO₂ libre, avec élévation marquée du pH ; ensuite, avec une ventilation plus poussée pour le débit (2 bellbolls), chute de la teneur en bicarbonates (TAC) par diffusion et insolubilisation conjointes : le pH reste alors relativement stable dans le bac (B) de même que /CO₂/, pour des taux assez différents du TAC.

II - la baisse de diverses substances compagnes dissoutes ou pseudo-dissoutes : outre les alcalino-terreux déjà nommés (TAC), les colloïdes alumino-silicatés (argiles) et des métaux tels que le fer flocculent.

* p. 117.

... du point de vue pédologique :

les substances associées au CO_2 et insolubilisées se retrouvent en dépôt. Mais le fer dont l'état dissous dépend également de son degré d'oxydation, ou les colloïdes siliceux souvent unis à lui (complexes), flocculent avant que ne précipitent les carbonates, d'où un étagement très caractéristique des dépôts : différents par la nature (argiles ferrugineuses et tufs), par l'aspect (couleur) et la consistance (plastiques ici, pétrifiés là), par la disposition (colmatage des divers plans de l'espace ou seulement du plancher) selon le rôle plus ou moins accentué de la gravité, etc...

On notera enfin la corrélation étroite entre l'analyse hydrochimique et l'observation pédologique ; valeur "significative" de cette dernière en particulier, permettant d'anticiper sur les résultats des dosages qui souvent confirmeront plus qu'ils ne révéleront : le naturaliste voit l'incrustation avant que de doser la baisse du TAC.

III - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE

sur le Gradient Carbonique Expérimental.

Déjà les expériences précédentes nous ont montré, avant l'heure, l'accélération^{*} par une température en hausse de la décarbonisation et des dépôts, accélération en rapport sans aucun doute avec la solubilité décroissante^{**} du CO_2 . Deux nouvelles expériences vont nous confirmer et enrichir ces notions.

* 30.05.63 : 4 VII

** 14.12.62 : 3^e)

- 1°) Diffusion du CO₂ libre

plus rapide et plus achevée à haute température.

Expérience 16.01.63

Une eau de source (Rigal, à St Guilhem-le-désert - /CO₂/ = 0,54 - /HCO₃⁻/ = 4,55) est répartie entre deux lots de flacons de 250 ml, remplis sans espace libre et hermétiquement clos (fermeture mécanique pour boissons gazeuses).

Pour équilibration thermique on abandonne ces flacons une nuit durant aux températures de 5° et 23°, qui sont de celles que l'on observe en hiver et en été vers l'aval des rivières étudiées (Hérault)*.

Le lendemain les flacons sont transvasés dans des bols, que l'on abandonne alors au contact de l'air, sans agitation, mais toujours aux mêmes températures.

Résultats :

- 1/ des mesures de pH étagées dans le temps nous montrent un appauvrissement en CO₂ nettement plus rapide à 23° qu'à 5°.

- 2/ au bout de 24 h, les teneurs en CO₂ libre à peu près stabilisées atteignent 0,08 mé à 23° et 0,17 mé à 5° : soit des taux moitié moindres pour la température la plus élevée.

En bref, l'eau (de l'aval) d'une rivière s'appauvrira en CO₂ plus vite et davantage en été qu'en hiver^{**}, avec toutes les conséquences que l'on en peut attendre pour les substances associées.

* fig. 16.

** BRIEN (1961) ne paraît pas envisager cette possibilité en expérimentant à différentes températures avec une même eau de source initiale.

- 2°) Oxydation et insolubilisation du fer
plus rapides et complètes à température élevée (/CO₂/ = cte).

I - Déjà des élevages^{*}, dans une même eau de source enrichie en bicarbonate ferreux placée à différentes températures (7° et 19°), nous ont montré au bout de 24 h, à chaud : l'eau clarifiée avec un dépôt floconneux d'hydroxyde, et à froid : la même eau opalescente seulement et "rouillée", sans dépôt (colloïdes en suspension).

II - Dans les conditions naturelles, une observation d'ordre botanique (05.10.63) nous a paru témoigner là encore en faveur du rôle appauvrissant de températures élevées sur les teneurs en fer dissous de l'eau capillaire du sol. Il s'agissait d'un jeune plant d'Eucalyptus globulus tué par le froid dans ses parties aériennes au cours de l'hiver 62-63, et arasé ; une pousse nouvelle jaillie au printemps atteignit six mois plus tard avec des organes foliaires très remarquables une hauteur de 0,80 m (fig. 11) : les feuilles, apparues de bas en haut en ^{tre} avril et septembre en même temps que l'axe s'allongeait par son apex, étaient de taille progressivement croissante (printemps) puis maxima, et enfin décroissante (été et début de l'automne). Leur coloration d'autre part, uniformément vert intense au printemps, devenait en été jaune-verdâtre, chlorotique, sauf pour la partie du limbe la plus voisine des nervures ; sur les feuilles d'automne cependant, on voyait s'atténuer cette chlorose et se réaffirmer la coloration verte, progressivement des nervures à la subtotalité du limbe.

* 12.09.62 in 1.2.2. ...

Le sol, sablonneux sur roche-mère calcaire dolomitique, prédisposait sans aucun doute à la chlorose^{*} par son taux élevé de "calcaire actif", mais il avait fallu les conditions climatiques estivales pour la révéler. Autrement dit, les hautes températures de cette saison avaient joué un rôle déterminant, distinct de la composition minéralogique du sol, et des teneurs en CO_2 ^{**}.

III - L'expérience 21.10.63 ...

éclaire cette observation en confirmant l'action dépressive d'une température élevée sur les teneurs en Fer dissous (ferreux), indépendamment de l'influence propre des concentrations en O_2 , CO_2 , HCO_3^- ^{***}.

- Au frigidaire (+ 5°) on laisse en présence, dans un erlenmeyer hermétiquement clos, environ 1 000 ml d'une eau de durété peu élevée (TAC $\neq$ 0,50), 100 ml de CO_2 et une pelote de laine d'acier. Cette opération est censée reproduire un processus naturel : la mise en solution l'hiver, par les eaux d'infiltration enrichies en CO_2 biologique, du Fer présent sous forme plus ou moins réduite dans la profondeur du sol (au faible potentiel redox).

* GOUDOT et BERTRAND (1962) notent que la chlorose peut relever d'autres carences, simples ou complexes, que celle du Fer. Mais celui-ci n'en demeure pas moins le chef de file d'autres oligo-éléments indispensables, tels que Mn, Co, Cu... de comportement comparable dans le sol (rôle agoniste ou antagoniste dans leur maintien en solution de CO_2 , O_2 , CaO ...) - voir plus loin : 1.3.3. et 3.4.2.

** Le pH s'abaisse en été par accroissement de la teneur en CO_2 (Demolon : p. 364).

*** Annexe X : solubilité du Fer dans les eaux naturelles.

- Après 48 h l'eau a dissout une partie notable du CO_2 , et du Fer à son tour est passé en solution sous la forme de bicarbonate ferreux ; léger dépôt d'hydroxyde ferrique traduisant un début d'oxydation, insolubilisante, de celui-ci. On décante alors les 2/3 supérieurs du liquide que l'on agite vigoureusement une ou deux minutes en présence d'air, d'où homogénéisation, perte de CO_2 , gain d' O_2 , notre eau est devenue celle d'un ruisseau à quelque distance de sa source. Répartition en deux lots de flacons toujours hermétiquement clos sans bulle d'air : le premier remplacé à $+ 5^\circ$, le second porté à 18° , qui sont températures d'hiver et d'été pour l'aval de l'hypothétique ruisseau.

- Au bout de 24 h, la comparaison entre les deux lots de flacons, identiques quant à leur composition initiale et préservée de tout échange gazeux avec l'air, montre :

- a) aspect macroscopique : à $+ 5^\circ$, une eau sans dépôt, légèrement opalescente, de couleur rouille, le Fer s'est en partie suroxydé ; et Fe^{3+} colloïdal reste en suspension malgré un début d'agglutination.

à 18° , une eau très limpide, clarifiée, avec un important dépôt floconneux d'hydroxyde signant une oxydation et une floculation beaucoup plus achevée.

- b) photocolorimétrie : la réaction colorée du Fer Fe^{2+} à l' $\alpha\alpha'$ dipyrridyle confère à l'échantillon conservé au froid une teinte rouge vermillon, rose très pâle au contraire à celui conservé au chaud, qui se révèle ainsi huit à dix fois moins riche en Fer.

D'où l'on conclut que l'aval d'une rivière en été sera, à mêmes teneurs en O_2 et CO_2 , infiniment plus pauvre en Fer ferreux dissous qu'en hiver, à cause simplement de la différence de température.

Mais l'échauffement estival accélère et accentue nous l'avons vu, à débit hydrologique égal, la fuite du CO_2 , a fortiori avec le débit diminué de l'étiage ; il s'ensuit que la teneur du Fer en cette saison ne deviendra pas seulement pauvre mais absolument misérable.

*

A cette série d'observations et d'expériences concernant l'action sur le gradient carbonique du facteur Température, on pourrait ajouter cette constatation maintes fois renouvelée au cours de l'expérimentation^{*} : que le dépôt de colloïdes argileux flocculés se constituait, avant même toute aération, plus abondamment et rapidement lorsque s'élevait la température.

*

Bref, la Température s'est présentée à nous comme doublement active : qui accélère le gradient (vitesse supérieure des réactions physico-chimiques) aussi bien qu'elle l'accentue (réactions plus achevées).

D'autre part, lorsque tels appauvrissement plus rapide et pauvreté finale plus grande, imputables à une hausse thermique, sont observés pour un constituant isolé de la variation d'acidité carbonique -, comme ce fut le cas pour le fer - on les peut prévoir décuplés

* Par exemple in exp. 14.12.62 (1.2.2.)

encore ou centuplés dans les conditions naturelles, où ils se subordonnent au gradient de CO_2 , lui-même rendu abrupt par la chaleur.

*

CONCLUSIONS

Nous résumerons en trois points l'essentiel de ce chapitre :

- le gradient carbonique d'aération des eaux courantes nous est apparu comme un appauvrissement global et progressif en diverses substances dissoutes, consécutif à la fuite du CO_2 libre, surconcentré dès l'entrée en contact des eaux hypogées avec l'atmosphère.

- du point de vue qualitatif, ce CO_2 dissous figure bien la clef de voûte, l'âme* du gradient, sans que soient exclues pour autant des influences secondes et changeantes comme celles de la teneur en O_2 (potentiel redox) ou davantage encore de la température...; c'est parce que l'irruption de ce gaz a dans le sol joué un rôle prépondérant pour mobiliser de nombreux cations métalliques (alcalino-terreux, oligo-éléments...) ou colloïdes anioniques (essentiellement argiles...), que son départ aura pour effet inverse l'immobilisation (étagée) de ces mêmes substances, le tout s'exprimant sur deux registres à la fois : l'hydrochimie et la pédologie.

- du point de vue quantitatif : les températures observées dans les conditions naturelles aux saisons extrêmes exerceront des influences relatives opposées : gradient plus rapide et accusé l'été, plus lent et atténué l'hiver.

* anima.

Nous n'avons pas cru devoir démontrer ici ni même mentionner le jeu d'autres influences bien connues, plus évidentes ou plus accessoires, et susceptibles d'intervenir dans la diffusion du CO_2 dissous : ainsi la solubilité spécifique de ce gaz (bien supérieure à celle de l'oxygène), ainsi la durée, l'intensité du brassage mécanique, l'importance de la surface diffusante relativement au volume liquide (profondeur), la différence encore (asymptotique) des pressions partielles entre phases liquide et gazeuse, etc... L'étude dans la nature des gradients carboniques nous sera l'occasion opportune d'évoquer de façon concrète ces divers processus.

*

*

*

CHAPITRE TROISIEME :

ELEMENTS CONSTITUTIFS du Gradient Carbonique

(aspects théoriques)

- 1°) Les carbonates ALCALINO-TERREUX

et l'équilibre ACIDO-BASIQUE.

- schéma général des eaux naturelles : un mélange de CO_2 libre et de bicarbonates Ca-Mg.
- leur instabilité fondamentale : la diffusion de CO_2 cause tôt ou tard une précipitation de CO_3Ca .
- rôle stabilisateur des alcalino-terreux vis-à-vis de CO_2 : ils freinent toute variation brutale en plus ou en moins, tant du pH que de la pression osmotique.

- 2°) Les COLLOÏDES minéraux

et l'infléchissement des ECHANGES IONIQUES.

- homologie des processus pédochimiques et hydrochimiques naturels ; l'étagement des dépôts.
- les dérivés colloïdaux de la silice (argiles) passent réversiblement d'un état pseudo-dissous mobile à un état floculé, suivant l'équilibre entre CO_2 et CO_3Ca .
- au contraire de la précipitation, la floculation est un phénomène progressif, moins dépendant de la gravité.
- absorption et échanges d'ions ; l'équilibre de Donnan annonce pour un hydrobionte l'infléchissement de ses échanges ioniques (pertégumentaires), théoriquement possibles, par des macromolécules non diffusibles (argiles).
- communauté de destin des divers colloïdes du sol, et avec eux des oligo-éléments métalliques absorbés : l'antagonisme calcique.

- 3^o) Les OLIGO-ELEMENTS METALLIQUES

et la nécessité vitale de leur MOBILISATION.

- fer dissous (Fe^{++}) et équilibre $\text{CO}_2\text{-CO}_3\text{Ca}$: dans le sol (richesse des sources), dans les eaux épiées (pauvreté de l'aval).
- intervention en outre du degré d'oxydation (teneurs en O_2 , température, potentiel redox) ; les faibles teneurs qui en résultent - Ces propriétés, jointes au besoin spécifique qu'en ont (à faible dose) tous les êtres vivants, sont communes à plusieurs : les "oligo-éléments métalliques indispensables".
- conditions chimiques et climatiques de la mise en solution de ces O. E. dans le sol ; mobilisation et assimilation par les êtres vivants, végétaux et animaux ; besoins quantitatifs divers, dont la satisfaction dépend du sol et du climat pour les végétaux, de la "qualité" de ces derniers pour la faune végétarienne, etc...
- application de ces notions aux eaux courantes : gradient d'apport et polycarences...

CONCLUSIONS : vue d'ensemble théorique du G.C.

L'expérimentation qui précède nous a permis de définir dans ses grandes lignes le gradient carbonique : par ses manifestations, son mécanisme, sa variation suivant les conditions thermiques, et surtout ses principaux constituants, CO_2 dissous et substances associées.

Avant de poursuivre, plus loin, son étude dans les conditions naturelles, nous avons cru indispensable de préciser et d'enrichir l'acquis par l'écoute des spécialistes, en nous limitant cependant par nécessité à un schéma simplifié, tant à cause de l'ampleur et de la complexité du problème qui touche à plusieurs disciplines que de notre incompétence. Notre propos d'ailleurs a pour ambition première

de regrouper en un ensemble des faits habituellement envisagés séparément, et nous nous satisferons d'une esquisse synthétique, renvoyant par avance pour le détail au traité spécialisé.

Cette esquisse associera donc, parce qu'elles le sont réellement dans leur dynamique naturelle, les diverses substances déjà nommées pour intervenir dans le gradient ; elle ne séparera pas non plus les deux processus - entre eux comme l'envers et l'endroit - de mobilisation des minéraux dans le sol par le CO_2 (pédochimie), et de démobilitation par la fuite de ce gaz de ces mêmes substances dissoutes dans les eaux épigées (hydrochimie). Les trois développements qui vont suivre relèvent seulement de la nécessité didactique, et ils devront être considérés bien plus comme trois aperçus d'un même ensemble, trois instantanés pris sous des angles différents, que comme trois parties distinctes.

I - LES CARBONATES ALCALINO-TERREUX
ET L'EQUILIBRE ACIDO-BASIQUE

Tout ce que nous allons dire ici de CO_3Ca vaudra à quelques variantes près pour le carbonate de magnésie, moins abondant dans les sols et les eaux courantes mais comparable par son comportement.

On peut assimiler le sol, quant aux alcalino-terreux, à un bâton de craie imprégné d'eau : image particulièrement pertinente dans le cas de la Champagne pouilleuse, ou des Causses dont proviennent les rivières étudiées dans cet exposé. Le bâton en lui-même figure une réserve inépuisable et inerte, car seule entre en réaction la fraction qui a pu se dissoudre dans l'eau d'imprégnation. Selon FRANQUIN et

MARECAUX (1938), c'est ce CO_3Ca dissous, infime* mais bien réel, qui par sa constante de solubilité règle tout le problème de l'équilibre du CO_2 libre et des bicarbonates. Le sol en effet, frontalier de la biosphère et de la lithosphère, voit affluer un CO_2 biologique qui s'ajoute aux données minéralogiques initiales : extrêmement soluble cet anhydride ne s'hydrate que très faiblement en acide carbonique CO_3H_2 qui, dissocié à son tour en HCO_3^- et H^+ , réagit avec le CO_3Ca dissous. S'en suit en définitive toute une série de réactions réversibles, en chaîne, d'équilibres physico-chimiques : entre les données premières solide et gazeuse (roche calcaire et CO_2) et leurs quantités respectives dissoutes, entre celles-ci et les quantités hydratées et ionisées, entre les différents ions et les molécules présentes avec lesquelles ils vont réagir ou qu'ils vont engendrer, etc... La loi d'action de masse, et plus particulièrement avons nous dit le produit ionique de solubilité du carbonate $[\text{CO}_3^{=}] / [\text{Ca}^{++}] = K_s$, interprètent correctement et régissent cet ensemble de réactions primaires et secondaires.

En termes de chimie moléculaire, ces réactions peuvent se ramener à la fixation sur le sel de calcium d'une seconde molécule d'acide carbonique (bi-carbonisation) ; le nouveau composé étant infiniment plus soluble (environ 8 000 fois**), tout se passe comme si le calcaire avait été dissout par le CO_2 : dissolution chimique cette fois et non plus physique comme précédemment.

* 0,25 mé environ, à 25°, dont les 2/3 hydrolysés en bicarbonates selon la réaction : $\text{CO}_3^{=} + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{HCO}_3^- + \text{OH}^-$.

** SCHOELLER (1959).

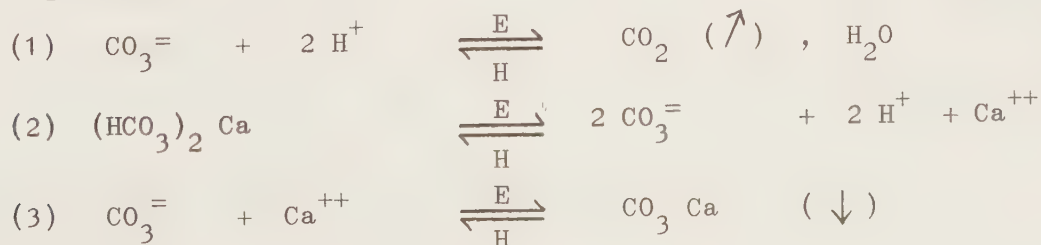
Finalement l'eau d'imprégnation de notre bâton de craie, alias l'eau hypogée, contiendra deux catégories distinctes de composés en corrélation étroite :

- 1^o) d'une part du CO_2 physiquement dissous, doublé d'infimes quantités, hydratée en CO_3H_2 et ionisée : l'ensemble constitue ce que nous appellerons l'acidité carbonique libre, avec deux H^+ acides disponibles en potentiel sinon en actuel ; toute variation de sa teneur s'accompagnera d'une variation correspondante notable du pH.

- 2^o) d'autre part du bicarbonate de calcium, accompagné d'une quantité extrêmement réduite de CO_3Ca : acidité (demi-) combinée (le second H^+ acide reste libre) de réaction faiblement alcaline ; le pH 8,25 à 8,30 ne dépend pratiquement pas ici de la concentration.

Cette composition schématique a valeur quasi-universelle pour les eaux naturelles. Rares en effet les terrains, partant leurs eaux de drainage, totalement dépourvus de calcium. Une eau épigée d'autre part contient toujours même après aération une petite quantité de CO_2 libre ; l'étude d'une solution chimiquement pure d'un bicarbonate alcalinoterreux n'en révèle-t-elle pas la présence du seul fait de la dissociation hydrolytique (CO_2 libre LIE aux bicarbonates), en même temps que d'une quantité équivalente de carbonate dissous.

Bref, on a affaire en règle générale dans les conditions naturelles à un MELANGE en proportions variables des deux groupes chimiques explicités ; l'équilibre du tout exprimé correctement par les trois équations suivantes :



sans mentionner par souci de simplification les réactions secondaires - toutes réversibles - des ions entre eux et avec l'eau, au cours desquelles apparaissent HCO_3^- , OH^- , etc...

Cependant l'équilibre de ce mélange possède en propre une instabilité remarquable, conséquence des propriétés de deux de ses constituants : CO_2 et CO_3Ca .

- 1^o) la tendance irrésistible à diffuser du CO_2 dissous (accrue par la température et le brassage) pour si peu que sa tension partielle dans la solution dépasse celle qu'il a dans l'atmosphère sus-jacent, tend en abaissant cette tension à rompre vers la droite l'équilibre de l'équation (1) pour compenser la perte (Principe de LE CHATELIER). Cette variation (E) inverse du processus hypogée (H) se produit justement dans une eau épigée, sitôt l'exurgence. L'infléchissement s'étend, toujours dans le même sens, aux équilibres (2) puis (3), dont il résulte une baisse de HCO_3^- Ca/ avec hausse correspondante des carbonates,

- 2^o) ... mais la solubilité très limitée de CO_3Ca , ou si l'on préfère sa sursaturation rapidement atteinte par dépassement du produit ionique de solubilité $k_s = [\text{CO}_3^{=}] [\text{Ca}^{++}]$, conduisent à une précipitation excluant l'excédent. Et la chose se produit non seulement dans le cas d'une perte en CO_2 génératrice de CO_3Ca , mais en dehors de toute perte dans une solution pure de bicarbonate pour des concentrations en HCO_3^- supérieures à 1,13 mé/l, chiffres pour lesquels l'hydrolyse suffit à faire apparaître des taux de CO_3Ca supérieurs au plafond de solubilité. Partant de là, on peut définir le CO_2 EQUILIBRANT (d'une telle solution pure et déjà incrustante de bicarbonate), comme la quantité nécessaire et suffisante d'acidité libre capable de maintenir le

taux de CO_3Ca au seuil de la sursaturation en faisant rétrograder les équations (1) puis (2) puis (3). Cette quantité équilibrante s'élève comme il se doit à mesure que s'accroît la teneur en bicarbonate ; quant au surplus de gaz inutile pour l'équilibre, il prend le nom de CO_2 EN EXCES.

D'après ces notions, le déséquilibre épigée d'une eau de source pourra comporter les deux phases distinctes suivantes :

- 1^o) diffusion tout d'abord du CO_2 en excès, avec grande variation corrélatrice du pH - Teneur en bicarbonate fléchissant imperceptiblement en faveur d'un taux croissant équivalent de CO_3Ca jusqu'au plafond de solubilité de ce sel, mais sans que le TAC varie qui comptabilise à la fois l'un et l'autre.

- 2^o) puis la diffusion se continuera aux dépens du CO_2 équilibrant (d'autant plus précocement que le TAC est élevé) : fléchissement majeur alors du taux des bicarbonates (chute du TAC) qui fait apparaître (équation 2) du CO_2 libre, compensateur de pertes, et du CO_3Ca . Selon la rapidité du processus, la teneur du CO_2 se maintient au voisinage plus ou moins immédiat du taux théorique "équilibrant", lequel s'amenuise imperceptiblement en même temps que le TAC. Pour le taux de CO_3Ca , il reste sensiblement étale à saturation grâce à la précipitation de l'excédent, sauf conditions exceptionnelles de chaleur ou de brassage intense susceptibles de provoquer une sursaturation très passagère ; ces excès dans la diffusion mis à part, le pH reste stable, aux environs de 8,00.*

* Annexe IX : l'équilibre CO_2 - CO_3Ca selon FRANQUIN et MARECAUX.

Pour conclure ce survol rapide de l'hydrochimie des alcalino-terreux, leur rôle apparaît foncièrement de MODERATION dans le gradient carbonique : lors de l'afflux massif dans le sol du CO_2 comme de sa fuite éperdue après l'exurgence, la neutralisation souple et réversible d'une fraction importante de cet "acidoïde" amortit dans un sens et dans l'autre les variations du pH (effet tampon), mais permet aussi la fixation et la stabilisation relative de cet insaisissable fantasque, de ce "chat qui s'en va tout seul"...

Il nous paraît bon d'insister sur ce dernier fait, que les éléments Ca et Mg ne limitent pas seulement dans une eau épigée les à-coups acido-basiques (une trop faible alcalinité permet au pH de varier de plusieurs unités là même où un TAC supérieur à 1 mé/l maintient la variation au-dessous de 1) mais encore les à-coups osmotiques : de concentration en substances dissoutes totale. La rapidité en effet de la diffusion du CO_2 est d'autant plus grande que s'accroît le décalage de ses tensions ($p\text{CO}_2$) dans l'eau et dans l'atmosphère, or la majeure partie de ce corps, combinée au CO_3Ca dès sa production dans le sol c'est-à-dire salifiée, soulage d'autant cette $p\text{CO}_2$. Si nous prenons par exemple l'eau de la source du Lez : $[\text{CO}_2] \neq 1,40 - [\text{HCO}_3^-]$ (assimilé au TAC) $\neq 5,60$ - soit $\Sigma \text{CO}_2 \neq 7$ mé/l ; on peut sur ce total considérer que la part fournie par la biologie du sol et potentiellement diffusible s'élève à la somme du CO_2 libre et de la moitié des bicarbonates, soit environ $1,4 + 2,8 = 4,2$ mé ou encore, exprimée en milliosmoles, à $0,7 + 2,8 = 3,5$ mosM/l.

En considérant comme négligeable la tension du CO_2 dans l'atmosphère, on voit immédiatement que la diffusion, maxima à la source, découle d'une surconcentration dans l'eau, non pas de 3,5 mosM mais seulement du 1/5 de ce chiffre : 0,7 mosM. L'observation, sur le graphique 14, de la brutalité de cette diffusion en amont permet d'augurer de

ce qu'elle pourrait être, en l'absence d'alcalino-terreux, avec un décalage sinon cinq fois plus grand du moins très supérieur. Côté aval sur le même graphique, avec encore près de 3 mosM/l de CO_2 encore potentiellement diffusible, on observe une perte réduite au minimum par une surconcentration efficente relativement à l'air de seulement 0,15 à 0,25 mosM : le 1/15 environ de la quantité de CO_2 réellement disponible. Pour reprendre une image déjà utilisée, nous découvrons ici un aspect nouveau, économique, de ce Sancho Pansa chimique que figurent les bicarbonates : "sa bourse ne s'ouvre que parcimonieusement".

II - LES COLLOIDES MINERAUX ET LA PERTURBATION DES ECHANGES IONIQUES

Dans les conditions naturelles et plus précisément dans une circulation d'eau, la solubilisation ici du CO_3Ca , son insolubilisation là, se traduisent par un transfert, depuis un sol biologique jusque vers l'aval d'un cours d'eau. Cette migration est imitée par les colloïdes du sol : acides humiques et surtout argiles, (fer ferrique même, mais il sera envisagé à part). Plus encore, le processus à valeur très générale et le gradient des eaux courantes n'en constituent qu'une modalité particulière. Les pédologues par exemple distinguent dans un sol évolué^{*} : un horizon supérieur (A) ou éluvial, soumis au lessivage carbonique et humique avec mise en solution de minéraux, et immédiatement sous-jacent un horizon (B) ou illuvial, enrichi de leur dépôt.

* "exodynamomorphe", c'est-à-dire modelé principalement par le jeu des forces extérieures (climatiques, ...) plus que par ses constituants minéraux.

Cette homologie dans l'expression, sinon dans le mécanisme, avec le gradient des eaux courantes nous paraît mériter qu'on s'y attarde, et nous citerons empruntés pour la plupart à DEMOLON (1960) quelques faits significatifs.

Au niveau de la zone éluviale BLAUK (cité par cet auteur), faisant l'analyse d'un gneiss à biotite très altéré dans les conditions naturelles, le trouve appauvri relativement à la même roche vierge : de 100 % de son calcium, 52 % de sa silice, 14 % de son fer, 0 % de son alumine. Bref, un même lessivage a dissout de façon inégale : Ca O plus facilement que SiO₂, celle-ci plus que le fer, mais aucunement l'alumine. Or le plus facilement mobilisable sera à n'en pas douter le plus difficilement immobilisable : on peut prévoir par conséquent un dépôt symétrique de ces départs c'est-à-dire disposé dans un ordre inverse : fer d'abord, puis silice, calcium en dernier. Et c'est bien ce qui se passe dans un sol... "le dépôt des éléments entraînés s'effectue de façon discontinue et à des niveaux différents. Ainsi dans les Podzols, on observe successivement en profondeur la précipitation... du sesquioxyde de fer, de l'argile, du calcaire (p.40) - ... Un sol podzolique ou lessivé montre un horizon (A₂) appauvri en argile, (B) enrichi en argile et fer, (C) (la roche mère) enrichi en CO₃Ca à sa partie supérieure, et le pH du sol s'élève en conséquence de haut en bas" (p. 87).

Dans notre expérimentation, nous n'avons rien observé de fondamentalement différent : la même succession des dépôts, l'élévation du pH. Quant à la précipitation massive du fer à température estivale dans la première des expériences (30.05.63 - 4 juillet), on la retrouve pour une part à l'origine des "terra rossa" méditerranéennes : l'attaque hydrocarbonique d'une roche argilo-calcaire en climat subtropical a provoqué la migration du seul calcaire avec immobilisation

sur place argilo-ferrugineuse (enrichie même per ascensum) ; la podzolisation a été en quelque sorte tronquée, avortée par les facteurs conjoints : température et sécheresse d'une part, sol calcaire d'autre part.*

Cette similitude frappante, très remarquable, des deux phénomènes pédologique et hydrologique nous permettra de mieux comprendre le problème des colloïdes minéraux.

*

La silice et ses dérivés présents dans une eau de source et déposés plus en aval ont donc été précédemment mobilisés dans le sol (du bassin versant de l'exsurgence) sous l'action du CO_2 . Mais cette réaction évoquée nous oblige à quitter le domaine de la chimie minérale élémentaire et des réactions simples d'un acide sur un sel, pour celui de la physico-chimie colloïdale et macromoléculaire.

C'est à son état colloïdal en effet que l'argile doit cette possibilité de passer réversiblement, par exemple selon le pH du milieu ou sa teneur en électrolyte, d'un état floculé insoluble à un état dispersé, pseudo-dissous : mobile. Les ions Ca^{++} qu'elle absorbe possèdent en particulier vis-à-vis d'elle un haut pouvoir floculant et stabilisent dans le sol le complexe argilo-humique (cas d'une rendzine); les ions H^+ au contraire, qu'elle leur préfère, peuvent en déplaçant Ca^{++} (argile-H de DEMOLON) réduire à néant cette fixation : ainsi s'ex-

* Certaines microsources de pays calcaire nous ont montré en été l'équivalent exact de cette évolution "contractée" : argile et surtout fer sont insolubilisés à l'exsurgence même, aussitôt que jaillis du sol. Cf : Annexe XII.

plique sans doute l'influence mobilisatrice de l'acide carbonique^{*}. Un tel antagonisme entre ions H^+ et Ca^{++} , vis-à-vis de la migration de l'argile dans le sol, laisse présager pour son maintien en suspension dans une eau épigée l'importance symétrique de l'équilibre $CO_2 - CO_3Ca$ (cf. Annexe IX). Dans notre problème pratique, cet antagonisme jouait donc à ces deux niveaux : le sol pour y conditionner les teneurs initiales des sources en colloïdes argileux, les eaux courantes ensuite où s'effondrent ultérieurement ces teneurs.

Par exemple les sols acides, lisons : pauvres en alcalino-terreux, et riches en dérivés siliceux par constitution (schistes, sables et grès, arènes granitiques...) ou par évolution (podzols, sols "lessivés" de leurs bases...), ne savent retenir leurs colloïdes : leurs eaux de drainage en seront riches. A l'opposé, un sol basique riche en calcium (rendzines et tous terrains calcaires) retiendra énergiquement ses colloïdes : eaux de drainage pauvres. Cas intermédiaire, certaines marnes et limons calcaires : leurs taux élevés de calcium iraient dans le sens d'une rétention de l'argile, mais leur richesse même en celle-ci les rend hydrophiles et asphyxiques, donc favorables à une production biologique élevée et davantage à l'accumulation, de CO_2 c'est-à-dire d'ions H^+ , d'effet contraire.

Dans les eaux courantes, l'appauvrissement en CO_2 libre est synonyme aussi d'une perte d'ions H^+ ; il en résulte un échange entre la micelle argileuse et l'eau, inverse de celui qui dans le sol

* Les acides humiques également facilitent la défloculation, la dispersion et la migration de l'argile, mais leur action plus marquée ne sait se prolonger dans la profondeur du sol où ils sont eux-mêmes rapidement fixés.

a conduit à la défloculation : en remplacement de H^+ , le colloïde s'alourdit de Ca^{++} et s'achemine en retour vers son état floculé original.

*

Nous avons à dessein employé ce dernier verbe apte à suggérer la progressivité du phénomène, très différent de la précipitation calcaire qui, elle, est "tout ou rien". Le calcium en effet absorbé de façon progressive rend les micelles de plus en plus proches de la neutralité électrique, de plus en plus hydrophobes ; se repoussant de moins en moins les unes les autres, elles tendent à s'agglutiner en amas de plus en plus volumineux et lourds ; mais si leur poids accru les entraîne, leur volume également accru freine aussi davantage leur sédimentation (résistance du liquide)... Tout concourt ainsi à rendre lentement progressif, fonction du temps, ce processus de floculation.

Et ceci a été observé dans notre expérimentation ou dans les conditions naturelles : contraste entre la "franchise" de l'incrustation calcaire, et "l'hésitation" des colloïdes à sédimenter manifeste dans l'instabilité ou la fluctuation de leurs dépôts durant la saison froide ; manifestée encore par l'existence de degrés dans la floculation, mentionnés à propos de l'hydroxyde ferrique mais transposables certainement au cas des eaux limoneuses : des micelles de volume croissant restent en suspension et "troublent" l'eau (opacimétrie), des amas encore plus gros sédimentent et la clarifient...

Le mécanisme enfin de la floculation qui met en jeu, avant que l'attraction terrestre, des forces de cohésion entre particules n'explique pas seulement le colmatage des différents plans de l'espace parce que la gravité importe moins, mais encore les aspects filamenteux observés, les "excroissances et bourgeonnements"... agglutinations au

plein sens du terme. Le brassage (agitateur magnétique) ou le courant (tubulaires et filtres) nous ont paru favoriser ces néoformations, en multipliant sans doute les occasions de rencontre donc de contact (barrage).

*

Il faut encore porter au compte de l'état colloïdal des phénomènes physiques d'absorption et d'échanges d'ions dont l'importance pour la biologie pourrait s'avérer considérable.

On conçoit habituellement en effet l'argile comme une alternance de réseaux de silice (atomes de silicium et d'oxygène) et de réseaux d'alumine (aluminium et hydroxyle) liés entre eux et accolés parallèlement (structure feuilletée), sans méconnaître en outre une eau de constitution et divers oxydes métalliques chimiquement combinés. Telle structure macromoléculaire ne saurait cependant exister à l'état pur tant en sont inséparables dans la nature d'autres ions surajoutés, étroitement unis à elle de façon physique : absorbés, quoique toujours interchangeables avec les ions présents dans la phase aqueuse de la suspension ou du gel ; règlementent ces échanges les charges électriques respectives, la nature des ions, leur valence et leur concentration, le degré de saturation des capacités d'absorption du colloïde et la nature des ions déjà absorbés, etc... etc...

L'action antagoniste déjà mentionnée de H^+ et Ca^{++} , fondamentale pour l'intelligence du devenir de l'argile dans les eaux courantes, reposait sur cette propriété du colloïde d'absorber des cations et de les échanger. Mais une seconde application de cette même propriété, non plus à l'hydrologie mais à l'hydrobiologie, pourrait bien intéresser notre problème.

La charge électrique de la micelle argileuse (électronégative) explique sa prédilection pour les cations, laquelle n'influence pas seulement les phénomènes intra - ou circum - micellaires d'absorption mais encore perturbe à l'extérieur dans une solution d'électrolytes la répartition des ions, et leur mobilité. Si l'on envisage par exemple le cas d'une cellule vivante plongée dans une solution saline contenant aussi un tel colloïde anionique (eau de source), les échanges d'ions dialysables auxquels pouvait prétendre cette cellule sont modifiés de façon à la fois globale et sélective par les particules non dialysables :

- 1^o) conséquence de cette sorte d'attraction physique que le colloïde exerce sur l'ensemble des cristalloïdes : la concentration de ces derniers efficace dans une dialyse apparaît inférieure à leur concentration réelle mesurée par le dosage (de la même façon qu'un sol argileux "retient" son eau et ses sels davantage qu'un sol sableux).

- 2^o) mais encore l'attraction est préférentielle : l'échange des ions de signe opposé à la micelle est freiné par elle qui l'interrompt à son profit avant égale répartition, au contraire de celui des ions de même signe dont la fuite semble facilitée.

Tout se passe donc pour la cellule - sans que cela transparaîsse en rien dans les résultats de l'analyse chimique - comme si le colloïde anionique avait par sa présence amoindri dans l'ensemble les concentrations en ions échangeables, et davantage celles des cations ; les anions seuls échappent à cette restriction qui diffusent au-delà de leur taux réel.

Ce phénomène, de DONNAN^{*}, n'est probablement pas sans conséquences pour l'hydrobiologie, dans les sources en particulier dont l'eau

* BENEZECH (1958), p. 465...

contient dissoute ou pseudo-dissoute de la silice, dès l'instant qu'une cellule ou un organisme vivant auront été reconnus influençables par les ions diffusibles présents. Telle éventualité en tous cas nous paraît mériter d'être retenue.

*

Dernière application intéressante de la nature à la fois colloïdale et anionique de l'argile : sa prédilection pour le Fer, et plus généralement tous les cations métalliques du sol outre les quatre "Grands" : Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ et Na^+ .

On peut exposer le problème en termes de chimie micro-moléculaire : l'anion silicique se combine au cation ferreux ou ferrique (complexes ferro- et ferrisiliciques), ou mieux encore en termes de physico-chimie colloïdale : absorption d'hydroxyde ferrique, électropositif, par l'argile électronégative (complexe argile-fer). Ces réactions mal précisées ne s'excluent pas l'une l'autre, car la silice tout comme le fer peut exister dans une eau courante sous l'une et l'autre forme : ionique et colloïdale. Le fait demeure essentiel de leur grande affinité physico-chimique, confirmée par une communauté habituelle de destin dans le sol et les eaux ; le même antagonisme $\text{H}^+ - \text{Ca}^{++}$ qui conditionne la mobilité de l'argile régit aussi celle du fer : ensemble ils migrent dans les eaux de drainage, ensemble ou presque ils seront pétrifiés par le calcaire, etc...

Et le même schéma vaut encore pour nombre d'oligo-éléments métalliques du sol autres que le fer, que l'argile absorbe, protège de Ca^{++} , entraîne dans sa dispersion comme dans sa floculation...

Ne faut-il pas enfin avant de conclure évoquer les combinaisons physiques - en relation toujours avec l'état colloïdal - de l'argile avec les acides humiques, comme elle colloïdes électronégatifs ? Destins liés ici encore, mobilisation de l'un par l'autre, antagonisme calcique... mais associations très diverses par leurs compositions quantitative et qualitative : la fonction prime sur l'essence. Avec DEMOLON couvrons cette imprécision, décevante pour qui aime les schémas définis, du terme de "complexe absorbant du sol", qui rassemble par delà la diversité des formules dans une perspective dynamique ; car il ne convient pas que l'homme sépare, serait-ce dans sa spéculation, ce que la nature tient uni : les colloïdes argileux, humiques et ferriques, avec leur double couronne d'ions absorbés.

*

Pour conclure cet aperçu sommaire sur les colloïdes minéraux (du sol et) du gradient carbonique, rappelons-en les points importants pour notre problème :

- 1^o) la parenté étroite des processus qui se déroulent dans le sol et dans les eaux courantes : il n'y a pas seulement continuité de l'un à l'autre, mais aussi une symétrie certaine au moins partielle des réactions chimiques.

- 2^o) le rôle de l'antagonisme $H^+ - Ca^{++}$ (de l'équilibre $CO_2 - CO_3Ca$) dans le conditionnement de la mobilité, réversible, des colloïdes siliceux et autres : tout comme il le fait pour CO_2 , l'ion Ca^{++} "pétrifie" SiO_2 (et Fe_2O_3) : l'ion H^+ agit en un sens opposé.

- 3^o) l'importance des phénomènes d'absorption de cations par les colloïdes anioniques, et la perturbation qui peut en résulter pour un hydrobionte dans ses échanges hydro-biologiques d'ions dialysables (équilibre de DONNAN).

- 4^o) la liaison enfin et la relative communauté de destin des colloïdes argilo-humiques ("complexe absorbant") avec le fer et autres oligo-éléments métalliques du sol.

*

Déjà nous avons rencontré dans notre étude ces colloïdes minéraux : perturbant le dosage acidimétrique du CO_2 , capables en colmatant le lit du cours d'eau de le rendre moins propice à la vie des Planaires... Ils nous poseront tout à l'heure à propos de l'action physiologique du CO_2 , la question de leur influence éventuelle, quand se révéleront différents les effets d'une eau de source et d'une solution carbonique artificiellement préparée, sans eux.... Ils n'étaient donc pas à négliger.

Mais dans l'immédiat, la notion la plus utile à notre compréhension du gradient carbonique est sans doute que leur présence ou leur dépôt dans les eaux courantes apparaissent subordonnées, au moins en partie, aux variations du CO_2 dissous et à son équilibre avec les bases. Comme d'autre part eux-mêmes influencent aussi le gradient : dans les rivières peut-être, en freinant la diffusion du CO_2 à l'atmosphère (le problème n'est pas tellement différent d'une dialyse) et la précipitation du calcaire ; dans le sol certainement, en faisant obstacle mécanique à la fuite du CO_2 , d'où des teneurs plus élevées dans les sources, etc... la relation marquée de réciprocité se révèle d'autant plus étroite : les colloïdes minéraux sont bien par conséquent partie intégrante du gradient carbonique.

III - LES OLIGO-ELEMENTS métalliques,
et la nécessité vitale de leur MOBILISATION

L'exemple cité plus haut de l'altération d'un gneiss à biotite montrait l'existence d'un troisième élément mobilisable, le fer, après la chaux et la silice.

Nous avons déjà mentionné ce troisième volet du triptyque comme intimement uni aux deux précédents : non seulement leur mise en solution commune à tous les trois dans le sol et leur insolubilisation dans les eaux courantes dépendent de la richesse en CO_2 libre ($/\text{CO}_2/ + 1/2 \text{ de } / \text{HCO}_3^- /$)*, mais encore ils s'associent et s'opposent à deux contre un : complexes argile-fer (rôle protecteur de la silice) et antagonisme calcique...

Application pratique de ces notions :

- 1^o) pour ce qui est des teneurs initiales des sources : un sol naturellement calcaire ou amendé par chaulage retient énergiquement son fer (importance de la notion de "calcaire actif"), d'où des eaux de drainage peu pourvues en ce métal (et peut-être une végétation aquatique peu sidérophile) ; à l'inverse un sol acide : cristallin, schisteux, gréseux... en est prodigue ;

- 2^o) conséquence pour les eaux épigées : l'arbitrage aléatoire du CO_2 libre maintient un précaire équilibre entre fer et silice d'une part, alcalinoterreux d'autre part ; la diffusion de l'anhydride signifiera tout aussitôt l'insolubilisation des premiers.

*

* Annexe IX.

Mais le fer se distingue des autres constituants déjà étudiés du gradient carbonique par deux caractéristiques très spéciales qui justifient à nos yeux son étude dans une catégorie à part : la première d'entre elles, hydrochimique, consiste en la grande influence des processus oxydatifs sur sa solubilité ; la seconde, d'ordre biologique, s'exprime dans la disparité observée entre les faibles quantités mises en jeu (en comparaison des précédentes substances) et l'importance de cet ion métallique, considérable pour les êtres vivants.

- a) mobilisation et immobilisation du fer
font également intervenir son degré d'oxydation :

La solubilité des deux ions ferreux et ferrique s'avère en effet très différente : grande pour Fe^{++} , elle est quasi-nulle pour Fe^{+++} ; le bicarbonate ferreux dans les eaux de source existe à l'état dissous et par là biologiquement assimilable, tandis que l'hydroxyde ferrique $\text{Fe}(\text{OH})_3$ colloïdal, en pseudo-solution dans les eaux d'aval, ne l'est pratiquement plus.

Or cette plus ou moins grande électro-positivité du fer dépend de l'aptitude oxydante du milieu, elle-même fonction entre autres choses de la tension de l'oxygène dissous ainsi que du pH, de la température, etc... Nous venons d'évoquer ici le potentiel d'oxydo-réduction. Un sol toujours appauvri en O_2 dans sa profondeur par la consommation biologique se montre plus favorable à la réduction du fer à l'état ferreux (gain d'un électron), partant à sa mise en solution. Inversement, une eau exurgente s'enrichit rapidement en O_2 au contact de l'air, perd ses ions H^+ , en même temps qu'elle se réchauffe en été : triple incitation à devenir plus oxydante ; le fer passe alors à l'état ferrique par perte d'un électron, et s'insolubilise.

Ainsi les trois gradients superposés dans une eau courante : carbonique, thermique (estival) et d'oxygénation, y conjuguent leurs efforts pour exténuer les teneurs dissoutes $/\text{Fe}^{++}/$, et leurs effets : les eaux d'aval sont toujours pauvres. Mais ce que nous avons déjà appris de ces trois gradients indiquerait assez leurs influences respectives très inégales :

- 1^o) pas de fer dissous possible sans CO_2 libre, qui par ses ions H^+ le protège à la fois du calcium et de l'oxydation ;

- 2^o) action capitale de la température, puisqu'elle accélère et accentue en même temps la diffusion du CO_2 et l'oxydation, toutes deux insolubilisantes ;

- 3^o) rôle mineur par contre des teneurs en O_2 de l'eau, que l'on sait assez peu progressives depuis une source, en été surtout.

Les diagrammes de SCHOELLER (1955), joints en annexe*, expriment de façon mathématique le jeu de ces différents facteurs chimiques, qui conditionnent dans les eaux souterraines les teneurs en fer et leur amoindrissement après l'exurgence.

- b) faibles teneurs, forte importance biologique :
les oligo-éléments indispensables.

Parce qu'il y en a peu dans le sol où il se trouve plus difficilement mobilisable, qu'il nécessite encore pour rester en solution davantage de conditions rassemblées, le fer se distingue des

* Annexe X : la solubilité du fer ferreux dans les eaux naturelles, d'après SCHOELLER (1955).

alcalino-terreux par ses teneurs habituellement faibles, dans les eaux courantes aussi bien que dans les organismes qui y vivent. Mais il diffère d'autre façon des colloïdes siliceux comme lui peu abondants d'ordinaire : sa double valence, et la possibilité qui s'y rattache d'exister sous les deux formes sur- ou sous oxydée* (d'accepter ou de rendre réversiblement un électron), lui confèrent un rôle décisif, sans commune mesure avec sa faible importance quantitative, dans la constitution de nombreux ferments biologiques (co-enzymes) et par là dans le métabolisme intermédiaire des êtres vivants. Ainsi pas de respiration tissulaire possible pour la Planaire en l'absence de cytochromes, et point de cytochrome sans fer qu'aura dû préalablement lui fournir son alimentation ; s'il en faut peu, toute vicariance par un autre cation s'avère impossible : biologiquement, l'élément est indispensable.

Par ces deux traits paradoxaux : teneurs minimales dans le milieu et dans l'être vivant mais rôle majeur en biologie, nous venons pour l'essentiel de définir les oligo-éléments.

Car il s'agit bien là en effet d'une catégorie de substances, parmi lesquelles le fer fait figure seulement de prototype, de chef de file le plus voyant. Toute une série d'ions métalliques possèdent dans le sol et dans l'eau un cycle chimique exactement comparable à celui du fer, et dans la biochimie des êtres vivants des fonctions catalytiques et une nécessité de même nature ; on en induit aisément l'importance que revêtira pour tous ces ions le passage de l'un à l'autre de ces domaines (de l'organo-minéral au biologique), c'est-à-dire encore de leur assimilation par les êtres vivants.

* la pédochimie préfigure la biochimie.

Pour enrichir et préciser notre intelligence de ces oligo-éléments, et à cause des perspectives qu'ils ouvrent pour la suite de notre étude, nous citerons ici toute une série de faits d'observation et d'expérience, empruntés pour la plupart à DEMOLON déjà cité, ou GOUDOT et BERTRAND (1962).

*

I - La mobilisation dans le sol par le lessivage carbonique concerne de nombreux oligo-éléments métalliques autres que le fer, et dépend comme de lui de certaines CONDITIONS CHIMIQUES : ainsi de l'équilibre $\text{CO}_2\text{-CO}_3\text{Ca}$, ainsi du complexe absorbant du sol (rôle protecteur), ainsi du potentiel d'oxydo-réduction, etc...

Le manganèse se montre comme le Fer facilement réductible dans la profondeur du sol, on le trouve à l'état d'ion manganoux, soluble (G.B., p. 106) ; il s'oxyde plus difficilement en milieu acide ; étroitement associé au fer, il l'accompagne dans ses migrations et ses dépôts, par exemple à la surface des roches calcaires dont l'alcalinité favorise l'apparition d'un oxyde supérieur manganique, insoluble et inassimilable pour quiconque d'où la possibilité de carences (DEMOLON, p. 33 et 411) ; l'insolubilisation peut se produire dans le sol (Alios), ou encore plus ou moins tôt après l'émergence d'une eau souterraine (gradient pédologique), etc...

Le surchaulage du sol immobilise en milieu alcalin avec le fer et le phosphore les cations Mn, Zn, Cu, Bo, ... (D, p. 375). En règle générale, un pH du sol supérieur à 8,00 rend ces métaux trop insolubles pour être utilisés facilement par les végétaux (B.G., p. 96) ; pouvoir chlorosant des sols riches en "calcaire actif" (D., p. 339).

Pour les racines végétale en effet ce n'est pas la teneur absolue du sol en oligo-éléments qui importe mais bien celle de la fraction assimilable c'est-à-dire dissoute (B.G., p. 105), or le CO_2 joue dans la mise en solution un rôle fondamental (D., p. 388), et le calcaire au contraire dans l'immobilisation (D., p. 339)... etc.

II - Outre ces conditions chimiques, la mobilisation nécessite encore certaines CONDITIONS CLIMATIQUES. Un même terrain peut présenter ou non des carences végétales en un O.E. donné suivant son humidité ou sa température (G.B., p. 90). Nous avons nous-mêmes déjà relaté une observation de chlorose estivale chez un Eucalyptus. Une plante développée sur un terrain habituellement humide sera trouvée comparativement plus riche en Mn ou en Lithium que sur le même terrain, sec (G.B., p. 19).

III - C'est parce que ces oligo-éléments sont INDISPENSABLES à toute vie, que leur pédochimie intéresse directement le biologiste. Ainsi leur migration qui s'observe dans les sols lessivés débouche directement sur le problème de la nutrition végétale : la mobilité de ces éléments conditionne en effet leur utilisation, et leur immobilité au contraire sera synonyme de carences.

La nutrition animale à son tour peut en être indirectement influencée : observation de carence en Cu chez des animaux de ferme nourris avec des plantes elles-mêmes carencées (G.B., p. 110) ; des moutons de pâturages riches en calcaire sont trouvés carencés en Manganèse, malgré la richesse du sol en ce métal (G. B., p. 90).

Mais une relation directe avec la nutrition animale semble également possible : la chloroanémie des jeunes filles guérit facilement par une eau minérale riche en fer (ou du sulfate ferreux) ; au

contraire du fer lié à l'hème, peu assimilable, sa forme divalente non étroitement combinée à une molécule organique l'est beaucoup plus (G.B., p. 97). A noter qu'une alimentation conjointe peut compromettre un apport pourtant assimilable : l'augmentation du taux de Ca dans la nourriture augmente pour le Rat et le Poulet les besoins en Zn (G.B., p. 102), favorise l'apparition de la carence en Mn (G.B., p. 109), ou en Cu chez le Mouton (G.B., p. 112) : malgré la présence de ce dernier métal (3 mgr/kg) dans une nourriture provenant de pâturages riches en calcaire du Sud Australien, il fallut plus qu'en doubler la dose pour supprimer la carence dans un élevage ovin.

IV - Ce dernier exemple est révélateur : quoique portant sur de faibles quantités, le problème des O.E. se pose en termes QUANTITATIFS. L'insuffisance de Manganèse chez divers Rongeurs de laboratoire entraîne, selon le degré, un ralentissement de la croissance, la débilité, l'atrophie des gonades et la stérilité, puis c'est l'arrêt total du développement, la mort enfin (B.G., p. 107).

L'excès de cet ion également, chez certains végétaux cultivés en présence de quantités toujours plus grandes, pourra donner lieu à un développement moindre, voire à des manifestations d'intoxication (G.B., p. 93).

Entre ces cas extrêmes, la dose ou la concentration optimale pour l'être vivant dépendent :

... de l'espèce considérée : les différents végétaux ont des besoins plus ou moins grands (G. B., p. 90).

... de l'organe ou de la fonction envisagés : pour des céréales, le meilleur rendement en grain ne coïncide pas nécessairement avec le taux d'O.E. qui conditionne le meilleur rendement en paille (G.B., p. 93) ; pour des moutons, autres sont les taux du Cu ou de Co qui

procurent le plus de laine et ceux qui fournissent le plus de viande...

... de l'âge et de l'état physiologique : le nourrisson, la femme enceinte manqueront de fer quand tout autre, adulte, trouvera la ration satisfaisante (G.B., p. 99)... etc.

V - Pour la satisfaction de ces besoins en O.E. quantitativement divers suivant l'espèce ou la fonction ou l'état d'activité biologique..., le végétal se trouve à la merci de la composition minéralogique du sol et des conditions climatiques, quand l'animal végétarien apparaîtra sous la dépendance de la quantité et surtout de la qualité de la provende offerte. Il convient d'insister sur ce dernier point, la QUALITE : une même espèce végétale pourra contenir en effet, non seulement selon l'organe considéré mais encore dans les divers terrains, sous les différents climats ou suivant la saison qui l'ont vu croître, des teneurs très variables en O.E., allant de la subcarence sous une apparence saine à des doses décuples de la normale ; la chose a été relevée par exemple pour le lithium (luzerne de Limagne anormalement riche - G.B., p. 19), l'iode, le cobalt (G.B., p. 123 et 126), etc...

VI - L'application de ces notions générales sur les O.E. à notre problème particulier du gradient carbonique et des Planaires ne saurait faire difficulté. Il n'est pas en effet de différence fondamentale autre que quantitative entre l'eau capillaire du sol et une source ; la première sert d'intermédiaire obligé entre la réserve minérale de ce sol et la racine absorbante d'un végétal (lui-même, futur aliment de quelque herbivore), mais la seconde elle aussi, confluent d'innombrables flux capillaires, apporte à une microflore aquatique avasculaire et à la faune qui s'en repaît leur nourriture minérale.

Nous savons déjà qu'en s'écartant de son émergence telle eau de source subit une variation carbonique (et thermique) qui défait

en elle cela même qu'avait constitué la biologie du sol. Pour le végétal et l'animal de l'aval se posera alors de façon de plus en plus critique le problème de leur alimentation catalytique, en fonction des données que nous avons esquissées. Satisfaction des besoins ou carence, différenciées selon l'espèce et chacun de ses stades biologiques ; satisfaction directe par l'eau ou indirecte par l'intermédiaire d'une alimentation végétale ; satisfaction ou carence selon la température saisonnière, capable d'infléchir en directions contraires l'offre et la demande ; influence des teneurs respectives en CO_2 et calcium "actif" de l'eau (c'est-à-dire dissous), de la protection apportée par les colloïdes minéraux, du potentiel d'oxydo-réduction, etc. etc...

VII - Considérant que chaque sol contient simultanément de très nombreux métaux dont la mise en solution exige des conditions chimiques et climatiques comparables, et aussi qu'une source rassemble le plus souvent des flux en provenance de toute la hauteur et des nombreuses sortes de sol qui constituent son bassin d'alimentation, on peut s'autoriser croyons-nous dans les eaux courantes à envisager globalement avant que singulièrement le destin des oligo-éléments ; on peut penser encore que si une carence se produit, conséquence de leur insolubilisation, l'une comme l'autre seront multiples, pour concerner à la fois plusieurs d'entre eux. D'ailleurs lorsque le foetus humain manque de fer, l'apport martial nécessaire pour la synthèse de son hémoglobine ne peut être utilisé qu'en présence de Co, Mn, Cu (G.B., p. 97). De la même façon l'anémie du porc relève dans son étiologie d'une carence complexe portant tout ensemble sur ces quatre éléments, et le même principe vaut pour nombre de chloroses végétales... Bref, dans les conditions naturelles, une vision synchrétique doit précéder toute dissection analytique : les polycarences en O.E. y sont vraisemblablement la règle, a fortiori dans notre cas particulier du gradient carbonique des eaux courantes.

POUR CONCLURE CES CHAPITRES 2 et 3...

Expérimentation personnelle et compilation bibliographique nous auront servi à mettre en place les principaux éléments constitutifs du gradient carbonique des eaux courantes (G.C.) :

- 1^o) La diffusion à l'atmosphère du CO₂ libre dissous, cause première de la variation étudiée, s'étant révélée grosse d'effets secondaires, la définition large que nous proposons du G.C. englobe aussi toute une série de perturbations, témoins ou conséquence (au moins en partie) de cette fuite : infléchissement du pH, des teneurs en alcalino-terreux, en complexe absorbant colloïdal, en oligo-éléments métalliques..., avec les modifications que cela implique de la résistivité, de la pression onco-osmotique, etc...

- 2^o) Correspondant à un processus inverse de la mise en solution des minéraux du sol par le lessivage carbonique (lui-même en corrélation étroite avec la pédo-biologie), ce gradient consiste fondamentalement nous l'avons vu en un appauvrissement hydrochimique complexe doublé de dépôts.^{*}

- 3^o) Trois leaders, qui figuraient les trois grandes catégories de substances concernées par la variation du CO₂ dissous, ont été plus particulièrement évoqués : le calcaire, l'argile et le fer ; nous les avons distingués à cause de leurs dynamiques propres, physico-chimique et biologique, mais non voulu dissocier pour respecter leurs interrelations, agonistes ou antagonistes.

* une phase de suspension, qui peut s'interposer entre ces deux ordres de manifestations (cas de la silice ou du fer... successivement dissous, puis pseudo-dissous, enfin floculés), ne représente finalement qu'une étape intermédiaire entre solution et état solide.

De même n'a-t-on pas disjoint du gradient le facteur température, susceptible d'agir comme paramètre ; tandis que les concentrations en oxygène au contraire nous semblaient ne devoir intervenir que médiocrement, et sur les seuls oligo-éléments métalliques.

Dès lors il est temps d'aborder maintenant l'analyse "sur le vif" : dans les eaux courantes naturelles, du gradient carbonique.

*

y

←

CHAPITRE QUATRIEME : ASPECTS HYDROLOGIQUES DU G. C.

... dans les conditions naturelles.

- 1^o) Principes de représentation graphique :

Mise en parallèle de la variation au long d'un cours d'eau (depuis sa source) de trois catégories de variables : températures (gradients extrêmes, d'hiver et d'été), Planaires (espèces et races, sexuées et asexuées), acidité carbonique enfin (CO_2 libre, bicarbonates alcalino-terreux et pH, aux deux saisons extrêmes).

- 2^o) Le gradient hydrochimique (variation dans l'espace).

A) teneurs à l'émergence en CO_2 total :

fortement influencées par la composition minéralogique des sols d'origine de l'eau ou de transit.

B) appauvrissement en ΣCO_2 depuis la source :

- en deux phases : carbonique, puis bicarbonatée, la seconde de pH peu variable ; taux de CO_2 équilibrant, suivant $[\text{HCO}_3^-]$, et peut-être suivant les teneurs en argile.
- la diffusion du CO_2 libre, et la formule de Fick, expliquent les courbes : ... par le fait des teneurs, allure exponentielle puis linéaire - ... à cause du brassage et de la profondeur, "complices", irrégularités de pente durant la seconde phase, linéaire, du G.C. - ... à cause du débit, diversité de pente du G.C. dans les divers cours d'eaux (et aux différentes saisons).

C) Variations du pH :

- fonction surtout des variations de $[\text{CO}_2]$, non de $[\text{HCO}_3^-]$.
- non parallèles aux variations de $[\text{CO}_2]$; même hausse du pH dans deux rivières ne signifie pas même perte, non plus que même valeur ne signifie même $[\text{CO}_2]$ ou même situation par rapport à l'équilibre.
- faible valeur informative donc du pH sur l'hydrochimie, mais grande valeur significative : témoin le plus sensible d'une affluence riche en CO_2 .

D) Confluences -

- les graphiques se conforment à l'arithmétique des débits et concentrations en présence.
- Une "excentricité graphique" peut figurer le premier indice d'une micro-affluence hypogée.

- 3°) Variation dans le temps du Gradient hydrochimique :

- les crues et hauts débits retardent la décarbonisation et étirent les G.C. vers l'aval, mais surtout estompent les singularités locales dues à des microaffluences hypogées, que l'étiage par contre révélera au maximum.
- la chaleur amplifie, c.a.d. accélère et accuse l'appauvrissement.
- Au total, débit et température par leurs évolutions respectives, inverses au long des saisons, additionnent leurs effets sur le G.C. : exaltants en hiver, épuisants en été - Contraste quantitatif.

{... mais paradoxalement la plus grande faiblesse (estivale) du G.C.
{ dans une eau courante permet au maximum l'influence de conditions
{ hydrologiques locales, dont l'importance vis-à-vis des Planaires
{ pourrait se révéler essentielle.

L'étude dans les eaux courantes du gradient carbonique va nous apparaître comme l'illustration de ce qui précède ; successivement nous envisagerons les variations hydrologique puis pédologique qui l'expriment, et pour chacune ses fluctuations au gré des saisons.

En matière d'hydrochimie, notre analyse systématique n'a porté que sur le CO_2 total, c'est-à-dire sur le CO_2 libre d'une part, principe premier du gradient, et d'autre part sur les bicarbonates alcalino-terreux qui à la fois représentent le CO_2 combiné et la première catégorie de substances-compagnes. La théorie et l'expérience nous ayant appris l'évolution - en particulier par rapport à l'incrustation calcaire - des deux autres groupes associés au CO_2 : colloïdes argileux et oligo-éléments métalliques, il nous sera facile à tout instant d'extrapoler à leur sujet, d'induire de celle des alcalino-terreux leur évolution dans un cours d'eau, laquelle d'ailleurs sera confirmée tout à l'heure par l'observation pédologique.

I - PRINCIPES DE REPRESENTATION GRAPHIQUE

De l'ensemble des analyses effectuées nous avons retenu six graphiques (fig. 12 à 16) qui résument croyons-nous, en même temps que la physionomie particulière des quatre cours d'eau étudiés, l'essentiel d'un quelconque G.C. dans une quelconque eau courante.

... EN ABSCISSE :

- les distances (en mètres) sont comptées depuis l'origine du cours d'eau : sa source. Le graphique de l'Hérault fait exception qui couvre dix kilomètres de ce fleuve situés fort loin en aval (à 60 km environ) ; l'origine a dans ce cas été choisie de la façon la plus arbitraire, éloignée simplement de toute cause évidente de perturbation hydrologique comme un barrage, une source riveraine importante, un confluent, etc...

- l'échelle de ces distances diffère selon les graphiques : dix fois plus grande environ pour le Verdus que pour les cours plus importants de la Buèges et du Lez, on la verra moitié moindre pour l'Hérault. Sans conséquences quant au fond du problème, ces différences d'échelle offrent l'avantage, par une simple modification du rapport de similitude, de pouvoir comparer plus aisément, de rendre plus frappantes entre cours d'eau ressemblances et dissemblances ; le rapprochement se trouve ainsi facilité entre un fleuve et un ruisseau tels que Lez et Verdus, aussi divers que possible pourtant.

- les stations-témoins, définies une fois pour toutes dans chaque cours d'eau^{*}, ne s'échelonnent pas sur l'axe des abscisses de la

* Annexe XI : nomenclature et identification des stations-témoins dans les quatre cours d'eau : Buèges, Hérault, Lez, Verdus.

façon la plus régulière. Menant de front en effet l'étude de la biologie tout autant que celle de l'hydrochimie, nous avons dû choisir ces stations assez comparables (autant que faire se pouvait) du point de vue des conditions physiques hydro- et pédologiques offertes aux Planaires : profondeur, courant, constitution physique du fond, etc... Les "séries" finalement adoptées résultent d'un compromis entre les exigences contraires de la Mathématique et de la Vie.

... EN ORDONNEE :

figurent trois catégories de variables ; chaque graphique met en parallèle leurs évolutions respectives dans l'espace : au long d'un cours d'eau, d'où la possibilité de confrontations utiles, en tous points ou portions de ce cours.

- 1^o) la température : les GRADIENTS THERMIQUES tracés ont été enregistrés aux saisons extrêmes, en hiver et en été ; ils délimitent donc assez bien pour chaque fraction de la rivière envisagée ses conditions climatiques. L'intérêt pour nous en est double : ce facteur en effet influence de façon considérable l'évolution hydro-chimique (CO_2 , O_2 , Fer, etc...), en même temps que la biologie et l'écologie.

- 2^o) la faune des Planaires (et indirectement, ses modes de reproduction) : dont résulte sur le graphique la DISTRIBUTION dans l'espace des espèces ou races (sexuées ou asexuées), avec la distinction quantitative déjà faite entre biotopes intensif (au peuplement abondant et semi-continu : en grisé) et extensif (Planaires plus rares et clairsemées : en blanc). Dans un esprit de simplification nous n'avons représenté ici qu'une sorte de moyenne pluriannuelle, faisant abstraction des fluctuations saisonnières ou autres longuement étudiées plus haut ; il reviendra au lecteur de rendre vie, souplesse et modulation à ce schéma rigide.

- 3°) l'acidité carbonique enfin, libre et combinée : $/\text{CO}_2/$ et $/\text{HCO}_3^-/$, avec bien entendu leur balance ionique, le pH. Conjointement ils figurent par leur decrecendo le GRADIENT CARBONIQUE stricto sensu.

- le pH, toujours déterminé à une température voisine de 20° (laboratoire), a été représenté d'une façon pas très orthodoxe : selon une échelle inversée. Simple convention, mais surtout artifice graphique destiné à rendre plus évident - au mépris de toute mathématique - le "parallélisme" de sa variation avec celle de $/\text{CO}_2/$; parallélisme tout illusoire d'ailleurs, relatif au choix d'une échelle appropriée et davantage au faible intervalle dans lequel se situe cette variation. L'artifice trouve pourtant sa justification dans le fait que l'observateur demande souvent à des mesures extemporanées du pH une indication sur $/\text{CO}_2/$.

- $/\text{HCO}_3^-/$: dans quelle mesure est-il licite d'identifier cette teneur (ou plus exactement la somme de $/\text{HCO}_3^-/$ et $/\text{CO}_3^{=}/$ * au TAC mesuré,** lequel correspond en réalité à la totalité des bases fortes combinées aux acides faibles ? Le tableau IX (b) montre, pour quelques eaux du type le plus habituel dans notre étude, les faibles taux par rapport aux alcalino-terreux des ions alcalins (moins de 10 %), alliés d'ailleurs préférentiellement au chlore pour leur plus grande

* suivant l'équilibre $\text{CO}_2\text{-CO}_3\text{Ca}$, ou si l'on préfère le pH, le TAC n'a pas exactement même signification : au-dessous de pH 8,00 la part du calcium à l'état de carbonate est infime, TAC et $/\text{HCO}_3^-/$ s'identifient; mais au-dessus de cette valeur du pH $/\text{CO}_3\text{Ca}$ tend vers la saturation, la dépasse peut-être en des circonstances brèves et exceptionnelles (pH 8,60 relevé l'été dans l'Hérault), ce qui après hydrolyse du carbonate donne des concentrations effectives en $\text{CO}_3^{=}$ de l'ordre de 0,10 mé/l. Cependant même ces teneurs représentent assez peu de chose dans des TAC de plusieurs mé/l pour qu'on ne les distingue pas d' $/\text{HCO}_3^-/$. (cf. Annexe IX).

** Rodier, 1960, p. 71.

part. Quant à l'anion silicique, même dans le Lez qui en est le plus riche, sa teneur vis-à-vis de HCO_3^- n'a guère plus d'importance. On peut par conséquent estimer valide, au moins pour de telles eaux calcaires, l'assimilation faite ici des concentrations en bicarbonates de Ca et Mg au TAC.

Plus encore cependant que le taux absolu nous intéressait la variation dégressive de ces bicarbonates ; or là on est en droit d'affirmer sans la moindre réserve que les alcalino-terreux sont seuls en cause dans le fléchissement constaté du TAC, à l'exclusion des alcalins. Comme en définitive ne figure sur nos graphiques que la baisse relative de concentration en CO_2 combiné, - à partir du "chiffre plafond" mesuré à la source ou en son voisinage - l'assimilation de $-\text{d}/\text{HCO}_3^-$ à $-\text{dTAC}$ apparaît encore plus valable. Quant à la plus grande attention accordée à la variation plutôt qu'à la teneur, nous nous en sommes expliqué déjà à propos de la détermination de CO_2 : nous souhaitons analyser ici une cinétique hydrochimique avant qu'un état, celle-ci supposée capable d'influencer la biologie ; et les chiffres du dosage ne sont dès lors que jalons, nullement des facteurs éventuels.

En limitant notre étude à la seule baisse de HCO_3^- , nous y avons gagné de pouvoir aisément soit rapprocher les graphiques de deux rivières aux TAC dissemblables, soit encore comparer à lui-même un cours d'eau observé à deux époques différentes, pour lesquelles sa dureté différait.

Grâce au système d'unité employé enfin, le même chiffre de milli-équivalents exprime à la fois avons-nous dit les pertes en CO_2 combiné (dont la moitié par diffusion et l'autre par dépôt), et les pertes en $\text{Ca}^{++}\text{-Mg}^{++}$ dissous ; lesquels seront retrouvés tout à l'heure

dans le lit du cours d'eau, pétrifiés comme la femme de Lot. Le même système d'unité permet encore de confronter d'un point de vue quantitatif un gaz CO_2 et un solide HCO_3^- , inter-réagissants dans un équilibre chimique ; toute autre expression, pondérale ou volumétrique, eût exclu un tel rapprochement, et plus généralement la possibilité d'établir une balance dans une solution complexe et d'en suivre les oscillations, pour des ions que l'on sait maintenant ne pouvoir être considérés isolés les uns des autres.

II - LE GRADIENT HYDROCHIMIQUE

(variation dans l'espace)

- A) Teneurs à l'émergence en ΣCO_2

Elles diffèrent sur chacun des graphiques. Par exemple, aux 50 mé/1 environ de CO_2 libre de la Buèges et du Verdus correspondent dans le Lez des taux plus de deux fois supérieurs. L'eau dans les deux premiers cas a surtout lessivé des calcaires compacts et largement fissurés (marneux ou dolomitiques) du jurassique moyen-supérieur : Causse du Larzac. Le Lez souterrain au contraire s'enrichit à coup sûr d'infiltrations en provenance de terrains crétaciques et tertiaires^{*}, beaucoup plus riches en marnes ou argiles : plateau de Pompignan, plaine de Valflaunès ; tous terrains moins perméables qui ont par là conditionné pour ce fleuve des concentrations globalement plus élevées : car plus de CO_2 libre - à composition minéralogique du sol similaire - entraîne aussi plus d' HCO_3^- (calcium, magnésium et fer), de silico-aluminates, de sodium... bref davantage de substances dissoutes en général.

* ... ou bien par un contact prolongé avec eux.

Nous retrouvons dans cette diversité l'influence déjà reconnue de la nature physico-chimique des terrains d'origine ou de transit des eaux hypogées sur la composition initiale du gradient carbonique. Une grande porosité du sol en effet favorise la fuite du CO_2 , aide au passage rapide et peu minéralisant des eaux infiltrées, qui ne s'attaquent alors qu'au plus facile c'est-à-dire aux plus solubles, Ca-Mg ; des teneurs élevées en argile signifient par contre microporosité, elle-même synonyme d'asphyxie (retention d'eau et de CO_2), d'une plus grande surface d'attaque et d'échange, d'une mise en solution prolongée par la lenteur du drainage, ^{donc}/augmentée et élargie pour ces diverses raisons à d'autres plus rebelles que le calcium... Dans tous les cas, influences des proportions respectives de la silice et de l'alumine dans l'argile, du calcaire également dans celle-ci, de la "surface" offerte par ce dernier à l'attaque carbonique (Ca "actif") de même que par les divers minéraux (moins solubles à l'état cristallisé ou amorphe : compact, que s'ils sont finement divisés)... etc, etc...^{*}

Nous avons vérifié mieux encore cette incidence de la nature du terrain lessivé sur l'hydrochimie initiale du G. C. dans de nombreux cas de sources, le plus souvent de minime importance, qui ressortissent de conditions très locales, des couches les plus superficielles de l'écorce terrestre. On relève par exemple l'existence, à côté de l'émergence principale de la Buèges ou du Lez, de type Vauclusien : directement jaillie d'un réseau karstique de grand diamètre (gouffre du Lez ; réseaux fossile et actuel de la Buèges), de nombreuses sources secondaires parfois réduites à un suintement ou à une activité épisodique, distantes de la première de quelques dizaines de mètres ou moins encore (tableau 17-a). Outre leurs faibles dimensions,

* cf. SCHOELLER (1959), DEMOLON...

ces sources manifestement issues pourtant du même réseau profond hydro-géologique se différencient de l'exsurgence principale, par une richesse supérieure en CO_2 libre et autres substances dissoutes (de + 10 % à + 50 %), en même temps que par un orifice non point béant dans la roche mère compacte mais au contraire mal défini au sein d'un sol alluvial ou détritique, enrichi en argile et humifère, couvert de végétation. La relation nous parut des plus certaines de l'un à l'autre de ces caractères : de leur transit fragmenté et ralenti, par un sol superficiel de ce type, à leur plus grande concentration en ΣCO_2 . Cette "école buissonnière" en l'occurrence, ces voies détournées suivies pour parvenir au jour, s'avéraient enrichissantes ; et sans doute convient-il de rapporter à ces suintements secondaires plus minéralisés la légère ascension du TAC observable sur les graphiques dans certains cas, en aval immédiat des origines du cours d'eau (fig. 12 et 14).

A la résurgence du Verdus qui succède à sa perte dans la combe de Gellone*, on observera au contraire qu'un trajet hypogée, bien plus long que dans les exemples précédents mais au travers d'un sol très perméable exagérément calcaire (brèche et tuf), se montre incapable de reconstituer la minéralisation carbonique initiale, acquise au contact de marno-calcaires bajociens (fig. 17-b).

- B) Appauvrissement en ΣCO_2 depuis la source :

Les graphiques des trois rivières en sont assez démonstratifs (f. 12-13 et 14).

... D'un point de vue qualitatif, on peut distinguer sur un quelconque trio de courbes ($\text{pH} - \text{CO}_2 - \text{HCO}_3^-$) les deux phases successives déjà

* cf. 1-1-3.

signalées : 1/ côté amont, grande variation de $/\text{CO}_2/$ et du pH, à $/\text{HCO}_3^-/$ constante - 2/ côté aval, faible variation de $/\text{CO}_2/$ et du pH, avec $/\text{HCO}_3^-/$ dégressive.

Les pertes en ΣCO_2 relèvent comme l'on sait durant la première phase de la seule diffusion de l'anhydride, mais additionnement dans la seconde à part sensiblement égale les CO_2 diffusé et pétrifié. Le début du fléchissement de $/\text{HCO}_3^-/$ sert de limite de séparation, et correspond aussi sur la courbe $/\text{CO}_2/$ au seuil approximatif qui sépare les teneurs "en excès" de celles "équilibrantes" (fig. X) ; ces dernières iront s'amenuisant vers l'aval en même temps que se réduira $/\text{HCO}_3^-/$.

... D'un point de vue quantitatif, on peut remarquer que ces valeurs équilibrantes initiales de $/\text{CO}_2/$, de l'ordre de 0,05 mé dans l'Hérault, atteignent 0,10-0,15 dans la Buèges, au Verdus 0,20 et 0,30 ou plus dans le Lez, pour des valeurs correspondantes respectives dans ces rivières de 3-4-5 et 5,5 mé environ de $/\text{HCO}_3^-/$. On vérifie ainsi, comme dans l'amenuisement durant la seconde phase, le principe selon lequel le taux équilibrant du CO_2 s'élève en même temps que le chiffre des bicarbonates*. Dans le Lez cependant ce taux paraît excessif en proportion de celui des trois autres cours d'eau : des colloïdes siliceux en abondance n'auraient-ils pas ici joué un rôle perturbateur à l'origine de cette plus-value ?

*

D'autres aspects graphiques encore du G. C. méritent quelque développement : la typologie des courbes de décarbonisation, leurs irrégularités de pente différentes pour chaque rivière, la plus ou

* fig. VII.

moins grande extension du G. C. vers l'aval enfin (son degré de pente si l'on préfère) ; tous trois, nous le vérifierons, trouvent dans les lois de la diffusion une justification valable, pour autant que les lois servent à justifier plutôt qu'à exprimer.

I - La courbe des teneurs en CO_2 revêt à l'origine et jusqu'à ce que s'amorce la précipitation calcaire une allure exponentielle.^{*} Elle résulte alors à peu près exclusivement de la diffusion de ce gaz laquelle, d'après la loi de FICK,^{**} est fonction de l'écart existant à l'interface eau-air entre les tensions partielles de CO_2 en présence (dp) ; chaque mé de CO_2 libre diffusé réduisant cet écart, il s'ensuit une atténuation progressive des pertes, de l'amont vers l'aval. Pour le Verduz par exemple ou le Lez on vérifie effectivement, entre les Stations I et III où la pente se maintient à quelque chose près constante, que la majeure partie (de beaucoup) des pertes en CO_2 durant ce parcours s'est déjà produite avant la station II située à mi-course.

Dans la seconde phase l'eau devient incrustante, et la diffusion répartit alors ses effets entre les deux courbes $/\text{CO}_2/$ et $/\text{HCO}_3^-/$; pour la seconde, son influence s'ajoute à celle de la précipitation. Si l'on voulait ici poursuivre l'expression graphique de cette diffusion qu'exprimait durant la première phase la courbe de $/\text{CO}_2/$, on pourrait l'identifier - en supposant $/\text{CO}_2/ = \text{constante}$, ce qui constitue

* Buèges et Lez.

** Loi de FICK appliquée aux gaz ; $dq = - DS \frac{dp}{dx} s dt$. Autrement dit : la quantité diffusée (dq) est proportionnelle à un coefficient de diffusion (D) caractéristique du gaz et de la température, à la solubilité (s) de ce gaz, au gradient de pression entre les deux milieux ($\frac{dp}{dx}$), à la surface diffusante (S) et au temps (dt).

une approximation valable - avec la médiane (dirigée vers l'aval) du triangle rectangle figurant les pertes en HCO_3^- (fig. 12,b) ; la diffusion n'intervient en effet que pour moitié dans ces pertes. Faciles à induire mentalement de celles d' HCO_3^- ces courbes de diffusion revêtraient sur les graphiques "hiver" une allure générale rectiligne, calquée sur celle d' HCO_3^- : ainsi est-on passé avec la seconde phase d'un type exponentiel de variation à un type linéaire.

Là encore rien que de conforme aux lois de la diffusion car, différence fondamentale avec la première phase, les quantités de CO_2 libre diffusées se soustraient maintenant d'une concentration saline $/\text{HCO}_3^-/$, mais non plus d'une tension gazeuse dans l'eau : pCO_2^* . Comme cette dernière seule influente dans la diffusion varie de façon insignifiante puisque en relation avec $/\text{CO}_2/$ équilibrant, à un écart de pressions (dp) sensiblement constant ne peut que correspondre une rapidité de diffusion $(\frac{dq}{dt})$ constante, et une représentation graphique linéaire, toutes choses égales par ailleurs.

*

II - Cette dernière réserve apparaît en l'occurrence plus qu'une convention de routine : témoin les courbes estivales de diffusion, qui à

* la concentration dans le cas d'un gaz dissous se relie aux pressions par un coefficient de solubilité $s = k \frac{\text{concentrations}}{\text{pressions}}$ (loi de HENRY) ; nous employons donc indifféremment l'un ou l'autre de ces termes. Le gradient de concentration par exemple $(\frac{dc}{dx})$ qui intervient dans la loi de FICK est remplacé dans le cas particulier d'un gaz par le produit de sa solubilité et du gradient de pression $(\frac{dp}{dx} \cdot s)$.

l'instar de celles d' HCO_3^- / seraient sinueuses dans la Buèges ou le Lez, de concavité inverse dans le Verdus, toutes irrégularités de pente très différentes par conséquent de la quasi rectitude des courbes hivernales.* Il faut y voir sans doute aucun la preuve de l'intervention sur le G. C. d'autres facteurs que la tension du CO_2 libre, ce qui ne signifie pas pour autant indépendants du processus de diffusion.

La rapidité par exemple de ce processus est fonction du gradient de pression ($\frac{dp}{dx}$) à l'interface air-eau, où (dx) diffère de zéro : pour une masse liquide immobile en effet, la diffusion même en appauvrissant davantage le liquide en contact avec l'interface accroît la distance (dx) qui sépare de l'atmosphère les pCO_2 maxima en profondeur. L'agitation de l'eau par contre, en y rendant homogène les pCO_2 et en les portant sans restrictions, au contact de l'interface, a pour effet de réduire (dx) à son minimum, d'élever ainsi au maximum (à pCO_2 donnée) le gradient de pression : l'intensité de la diffusion s'élève donc avec le brassage (dans certaines limites, fonction d'ailleurs de la température).

La même formule de FICK reconnaît encore l'influence de la surface diffusante - l'indiscrétion journalistique n'est-elle pas grave de conséquence en raison justement du tirage, c'est-à-dire de sa "surface" de diffusion ? Or si l'on rapporte au volume liquidien cette surface, l'équation simplifiée devient $\frac{dq}{V} = K \frac{S}{V} = K \frac{1}{h}$, où il apparaît que la baisse de concentration ($\frac{dq}{V}$) varie en raison inverse de la profondeur (h) de la rivière.

* Nous reviendrons ultérieurement sur cette influence du "soleil" apparemment défavorable à une ennuyeuse uniformité en hydrologie tout comme en sociologie humaine, invite plutôt à toute initiative singulière voire anarchique.

Au long d'un cours d'eau cependant, ces deux nouveaux facteurs d'effet contraire sur la diffusion : le brassage d'une part, synonyme de remous, courant rapide, chute de barrage (aussi bien que d'acidité carbonique)..., et d'autre part la profondeur qui suggère plutôt des eaux calmes, "avares" de leur CO_2 , varient d'ordinaire en des sens opposés. En conséquence, les effets s'additionneront sur le G. C. de leurs variations contraires : ainsi le laminage d'une masse d'eau par une crête de barrage ou un rapide accroît conjointement et le courant et la largeur du flux par rapport à sa section (amoindrie), augmente donc des deux façons la diffusion du CO_2 ; à l'inverse, le débit demeurant égal à lui-même, le renouveau ultérieur de la profondeur réduira aussi les remous, partant doublement les pertes carboniques.

On peut rattacher à ces deux "complices", le brassage et la profondeur, nombre des irrégularités de pente parmi les plus voyantes observées sur les graphiques. Le Verdus par exemple à 150 m de sa source (station III), se subdivise à peu près équitablement (pour un débit moyen) : un canal d'irrigation s'en détache dont l'écoulement plus proche de l'horizontale reste linéaire, tandis que le ruisseau amputé de moitié dévale un cours accidenté, succession de chutes et de cascates, qui seront fatales aux teneurs en CO_2 . Sur le terrain, 150 m après la bifurcation, une dénivellation de 10 m entre le canal sus-jacent et le ruisseau rend compte des différences de pente, et comme corollaire de courant et de brassage ; mais le graphique aussi montre à l'endroit correspondant des teneurs en CO_2 dans le canal "sus-jacentes" à celles du ruisseau.* (fig. 13 : station IX et V).

* à n'observer - en toute rigueur - que sur la courbe "hiver" : quand le débit, supérieur dans le ruisseau, (et sa température moindre) devraient au contraire y retarder la décarbonisation par rapport au canal (voir plus loin : influence du débit et de la température) - Le débit estival du ruisseau inférieur à celui du canal, et le réchauffement accru qui en découle, ne peuvent en effet qu'exagérer pour leur propre compte la décarbonisation du ruisseau.

Plus simplement, la station III du même Verdus se situe au-dessus d'un barrage, délaissé par le canal mais franchi par le ruisseau. Les prélèvements effectués au sommet et à la base (III bis) de ce barrage révèlent des taux de CO_2 différents : l'appauvrissement de l'eau réalisé en moins d'un mètre de chute est donc appréciable, supérieur (en été surtout⁺) à celui que l'on peut constater après plusieurs dizaines de mètres d'un cours sub-horizontale, entre III et VIII.

L'aval du Lez enfin (fig. 14) voit se succéder entre les stations IV et VI un barrage suivi d'un long rapide puis deux barrages encore peu éloignés, alors qu'au-delà ou en-deçà les eaux s'écoulent en nappe, profondes et lentes (de III en IV et de VI en VIII) ; nouveau barrage après VIII avec chute élevée, etc... Les courbes expriment assez bien cette alternance de calme et de passion, témoignent des variations de brassage et profondeur qui ont influencé la diffusion, successivement en des sens opposés.^{**}

* à n'observer - en toute rigueur - que sur la courbe "hiver" : quand le débit, supérieur dans le ruisseau, (et sa température moindre) devraient au contraire y retarder la décarbonisation par rapport au canal (voir plus loin : influence du débit et de la température) - Le débit estival du ruisseau inférieur à celui du canal, et le réchauffement accru qui en découle, ne peuvent en effet qu'exagérer pour leur propre compte la décarbonisation du ruisseau.

** c'est ici au contraire la courbe "été"(TAC) qui en aval témoignerait avec le plus de fidélité de ce processus, car on peut à juste titre soupçonner les courbes "hiver" et "printemps" de subir l'influence du Lirou, lequel affluent se trouve asséché en été.

III - Jusqu'à présent notre analyse des graphiques a considéré à part chacun des cours d'eau. Nous en avons ainsi expliqué par les teneurs en CO_2 libre les aspects exponentiel puis linéaire des courbes de décarbonisation, et par les co-variations des deux facteurs courant et profondeur les irrégularités de pente (mieux visibles durant la seconde phase, linéaire).

La mise en évidence d'un quatrième facteur de diffusion, le débit, influent sur la pente du G. C. et implicitement contenu dans la même formule de FICK, va nous permettre de comparer entre elles les différentes rivières, et nous donner pour un même cours d'eau une des clefs nécessaire à l'intelligence de ses variations graphiques saisonnières.

Verdus et Buèges, de richesse initiale en CO_2 libre très voisine, montrent aussi en hiver des gradients de décarbonisation d'aspect comparable ; cela pourtant au prix d'un artifice graphique, une échelle des distances près de dix fois plus grande pour les courbes du Verdus. Le débit relativement très inférieur dans ce ruisseau pourrait bien être le premier responsable de la "contraction" vers l'amont de son gradient qui serait observée à même échelle (cf. courbes des températures fig. 2). Une même contraction graphique n'accompagne-t-elle pas dans le même cours d'eau les réductions saisonnières de son débit, par exemple à l'étiage ? Et une extension inverse du G. C. vers l'aval, avec refoulement au plus loin de la source du dénuement de l'eau en CO_2 libre, ne marque-t-elle pas les crues ou les forts débits hivernaux ?

Effectivement les différences de pente des G. C. (pour une même échelle des distances) trouvent une explication dans la formule de FICK. On peut écrire celle-ci, simplifiée des facteurs déjà étudiés

que l'on supposera invariables, $dq = -K dt$ (la quantité diffusée est fonction du temps) ou bien encore en rapportant le tout au volume liquide circulant : $\frac{dq}{v} = -K \frac{dt}{v}$. Mais on reconnaît alors sans peine dans le premier terme de l'équation la baisse de concentration, et dans le second le débit ($\frac{v}{dt}$) inversé ; autrement dit la formule exprime que ces deux grandeurs doivent varier en raison inverse. Le Verdur le vérifie, qui avec un débit plus faible s'appauvrit plus vite que la Buèges en CO_2 (pente plus accentuée de son G. C. à même échelle), et plus vite aussi à l'étiage qu'en crue.

- Pour conclure en définitive cette longue analyse des courbes de décarbonisation, nous avons rattaché leurs traits fondamentaux à un processus et à une formule physique simple : la diffusion correctement interprétée par la loi de FICK. Nous saurons donc désormais reconnaître dans un graphique la griffe singulière soit des teneurs en CO_2 libre (pCO_2), soit du brassage et de la profondeur du cours d'eau, soit encore des différences de débit. Une anomalie par contre inexplicable par ces facteurs devra nous faire soupçonner l'intervention "d'autre chose" que la diffusion ; c'est en particulier à la courbe du pH, résultante des deux autres et la plus sensible, qu'il va incomber pour cela même de jouer les "oies du Capitole".

- C) Variation du pH :

Elle suit toute cette évolution dégressive de ΣCO_2 comme cela a déjà été précisé. Nous n'en retiendrons que quelques aspects graphiques quantitatifs et qualitatifs, qui nous paraissent mériter rappel ou attention particulière.

I - Dans un même cours d'eau le pH réagit bien plus aux variations du CO_2 libre qu'à celles du CO_2 combiné : HCO_3^- . Ainsi la Buèges dans ses

courbes (07) du 16 juillet 1962 (fig. 12-a) accuse au niveau de la station IV une élévation du pH depuis la source de 0,65 pour une perte en CO_2 libre de 0,40 mé ; au-delà, jusqu'à la station IX, le pH ne s'élève plus que de 0,30 (moins de la moitié) malgré que la perte en ΣCO_2 soit supérieure : 0,50 mé dont 0,07 de CO_2 libre et 0,43 de HCO_3^- . Avec la courbe (09) de septembre le contraste serait encore bien plus marqué.

II - Témoin privilégié des variations de CO_2 , le pH ne l'est pas cependant de façon linéaire dans une même rivière. Une progression du pH de 0,15 peut signifier près de la source la perte de 0,4 mé de CO_2 libre et de moitié moins à 5 km plus en aval (avant le début de la précipitation) : cette variation hivernale du Lez (fig. 14) ne fait qu'illustrer ce que la courbe exprimant la relation expérimentale $\log/\text{CO}_2 = f(\text{pH})$ nous avait déjà appris (fig. 9).

Ainsi ne peut-on passer directement d'une variation donnée du pH à celle de CO_2 qui l'a provoquée : rappel d'une vérité élémentaire mais combien de fois méconnue.

III - A plus forte raison dans la comparaison de deux cours d'eau différents (par leur TAC en particulier) apparaît-il fallacieux de vouloir rapprocher des valeurs ou des variations identiques du pH. Nous avons trouvé divers les taux équilibrants de CO_2 , seuils de l'incrustation calcaire ; cela vaut plus encore pour les pH qui leur correspondent. Les graphiques montrent incrustants le Lez à pH 7,7 - 7,8 et le Verdus à pH 8,2 - 8,3* : un même pH intermédiaire de 8,00 correspond donc à

* différences qu'il faut rattacher aux TAC et taux de CO_2 équilibrant qui leur correspondent, mais aussi certainement à la silice colloïdale avec sa couronne double de cations adsorbés, capables de perturber l'équilibre $\text{CO}_2\text{-CO}_3\text{Ca}$ (cf. Annexe IX, dernier paragraphe).

une eau ici agressive par excès de CO_2 et là incrustante par défaut de cet acide. Ce qui confirme bien que pour une eau donnée le pH n'est pas plus significatif de sa situation relativement à l'équilibre que de ses concentrations en CO_2 .

IV - Si donc en définitive le pH n'a pas en lui-même grande valeur indicative immédiate pour la statique non plus que pour la cinétique hydrochimique - et la relation nous semble certaine entre cette non-valeur, et l'influence biologique ou écologique non moins douteuse et confuse de ce "facteur" - nous allons cependant trouver parfois sur sa courbe le signe très sensible (au sens où l'entendent les médecins) d'une variation hydrologique, riche quant à elle de conséquences biologiques ou écologiques ; cela parce que dans une eau d'aval en effet la moindre variation de CO_2 s'inscrit en premier sur la courbe du pH.

On le voit par exemple s'abaisser tout à coup, et bien plus visiblement que ne varie CO_2 , en aval de la courbe "hiver" du Verduris (fig. 13, station VI à VII). Il est plus que probable que ce changement de pH de 8,40 à 8,15 ne pouvait causer "en soi" un bouleversement de l'hydrobiologie, et cependant la microflore épilithique reverdissait avec évidence entre ces stations, plus variée et développée, malgré l'assèchement certains étés... L'étude pédologique et géologique minutieuse, entreprise alors au vu de cette "anomalie graphique", nous a montré un affleurement limité à quelques mètres de la rochemère compacte (marnes et calcaires bajocien-aaléniens) sous le plancher de tuf ; niveau de recueil plus en amont pour les eaux infiltrées, ce lit émergeait ici surmonté d'une veine liquide hypogée, riche en CO_2^* et agissante sur la flore.

* ALAUSE (1962).

Même valeur symptomatique du pH dans la Buèges (fig. 12), où la station VI détonne à certaines époques par une saillie sur les courbes dégressives (basses eaux, étiage). La fixité à défaut de la permanence dans la localisation de cette saillie, prise à l'origine pour une erreur de dosage, servit de départ à une enquête plus poussée ; il devait en ressortir tardivement la preuve de l'existence d'une micro-source, noyée d'ordinaire par la rivière sauf sécheresse exceptionnelle. Cette source même, et non pas quelques dixièmes d'unité pH en moins, conditionnait à n'en pas douter la présence d'un oasis : pour une microflore insolite à ce niveau du cours de la rivière, et pour Polycelis felina.^{*}

Ces deux exemples illustrent bien une signification possible du pH dans la pratique hydrologique : un quelconque regain d'acidité au cours d'une évolution dégressive peut constituer pour le Chercheur la manifestation première - et exquise - de l'entrée en scène d'une eau hypogée occulte..., or un prochain chapitre nous montrera les effets certains de celle-ci sur l'hydrobiologie.

- D) Confluences

Le précédent paragraphe nous a ainsi introduit naturellement au problème des confluences, en nous montrant la perturbation apportée au gradient carbonique d'une rivière par l'irruption d'une eau étrangère, de composition différente dans la règle.

* Annexe XII : le micro G. C. de la station VI de la Buèges.

D'un point de vue théorique, tout semble se ramener à une arithmétique simple : la rencontre de deux G. C. affronte et conjugue des débits et des concentrations. Le produit de ces deux grandeurs ($\frac{V}{t} \cdot \frac{M}{V}$) figure pour chacun des affluents la quantité d'une substance donnée qui se déverse à chaque instant au fond commun ; et il n'est plus que de repasser à la concentration résultante en rapportant au débit final le total de ces quantités.

Les modifications graphiques apportées au G. C. d'une rivière par un affluent devraient donc se déduire de façon assez simple des minéralisations et débits en présence ; ou bien, si le problème comporte une inconnue par exemple l'affluent, celle-ci pourrait s'induire aisément des différences constatées dans le cours d'eau entre l'amont et l'aval du confluent. Il en est bien ainsi dans la pratique.

Au kilomètre 3 du Lez par exemple, peu en amont de (V), se déverse une petite rivière le Lirou, bien plus éloignée que lui de sa source et donc pauvre en CO_2 , mais de dureté quelque peu supérieure. L'incident graphique observé sur les courbes "hiver" et "printemps" (fig. 14) paraît conforme à ces données de l'analyse : hausse du pH et du TAC avec CO_2 qui fléchit brutalement^{*} ; quant à l'absence de perturbation observée en été, elle traduit fort justement... le tarissement saisonnier du Lirou.

Observation similaire pour la Buèges au kilomètre 4 où vient se jeter en amont de VIII le petit ruisseau de St-Jean de Buèges ; le type hydrologique en est à l'opposé du Lirou : peu de calcium, mais

* ... compte tenu de l'influence conjointe, mentionnée plus haut, d'un long rapide responsable de diffusion.

la source à quelques 300 m signifie CO_2 élevé et pH bas (tout cela relativement). Les courbes de printemps et d'été sont d'habitude modifiées en conséquence, mais non celles d'hiver* où le débit a décuplé dans la Buèges : trois morceaux de sucre ne sauraient édulcorer la mer (fig. 12).

Pour l'Hérault (fig. 16), la résurgence riveraine de Cent-Fons (A) et le Verdus (V) vont jusqu'à infléchir la courbe thermique (estivale). Les deux autres sources cependant, du Buis (B) et Bugadière (C), n'influencent en rien le profil graphique du fleuve. Le rapport des débits respectifs suffit évidemment à expliquer le tapage des unes et le silence des autres, la superbe en telle saison ou l'humilité en telle autre. De même façon les féodaux ou les lobbies font ou non entendre leur voix selon qu'ils sont devant le pouvoir puissants ou misérables ; et "rien n'est jamais acquis à l'homme" (non plus qu'à la rivière)... Le vers du poète** en complétant l'image achève ainsi de résumer les deux aspects majeurs du problème des confluences : proportions relatives (dans l'espace), et vicissitudes (dans le temps).

Une loi du "tout ou rien" en particulier ne saurait valoir puisque tous les degrés peuvent se trouver dans l'influence de l'un sur l'autre : au sommet de l'échelle, Cent-Fons appose sa lourde griffe en tous temps, sur les quatre courbes du graphique : CO_2 , HCO_3^- , pH et température ; mais à sa base la micro-résurgence noyée de l'aval du Verdus (VII), citée plus haut, n'est soupçonnable qu'en certaines saisons et sur la courbe, privilégiée, du pH.

* noter " l'esprit de contradiction" des courbes (03) pour le CO_2 , et (05) pour le TAC, apparentées par le débit aux saisons contraires.

** Aragon (L), 1944.

L'intelligence de cette mécanique nous a permis de déceler l'existence d'affluences hypogées si discrètes dans leurs manifestations que l'appel à plusieurs autres disciplines devenait nécessaire pour aider l'enquête. Il fallut effectivement dans certains cas jouer les détectives, et la façon dont se révéla à nos yeux la source Bugadière dont nous ignorions jusqu'à la présence (côte 6900 sur le graphique Hérault : f. 16) nous paraît à cet égard démonstrative du genre de démarche effectué.

Le symptôme premier fut l'existence notée à la station IV_B à 20 m en aval de la source encore insoupçonnée, d'une faune de Planares remarquablement abondante et d'une microflore algale non moins florissante sans parler d'autres manifestations d'ordre botanique ...

Le signe fut ensuite apporté par l'analyse d'un prélèvement effectué en ce point contre la rive : trois "clochers" insolites qui déformaient les courbes (en pointillé in fig. 16) ; ces "excentricités" graphiques s'effaçaient temporairement par un été trop sec ou un hiver trop pluvieux, étaient oubliées à 50 m en amont ou en aval, voire à 5 m de la rive en plein fleuve. L'étude des lieux et la carte géologique révélèrent alors une faille croisant très obliquement le fleuve à ce niveau, elle-même partie de la série de failles en gradins qui borde le causse du Larzac et met en charge son réseau hydrologique hypogée^{**} ; une source au voisinage de cette faille jaillissait d'ailleurs^{***} pour se perdre tout aussitôt, à quelques 100 m au-dessus du fleuve.

* 2.6.1.

** cf. fig. 3 et IX, et chapitre 3 (1ère partie).

*** BANCAL (1953).

Nous avons alors longé vers l'amont la rive droite, falaise rocheuse abrupte, jusqu'à trouver une microflore fonticole et des Planaires du même écotype, un calcaire rongé et taraudé comme par quelque vermine, une eau plus froide (en été) de quelques degrés au fond d'une fissure pénétrée pourtant par le fleuve, un jaillissement enfin à ce niveau, gros comme le poing et émergé seulement 15 jours par an à l'étiage : 0,65 mé de CO₂ libre en signaient la nature hypogée.

Cette observation met accessoirement en lumière un processus important pour nous et non exceptionnel : la persistance, à 20 m en aval d'une source au débit dérisoire par rapport au fleuve, d'un milieu aquatique chimiquement (et biologiquement) modifié en certaines saisons. Tel filon-relique, prouvé par une série de prélèvements à diverses profondeurs et distances du bord, devait sans doute son existence précaire aux différences de température, à un écoulement en nappe entre des rives et un fond rectilignes, etc... Nous en avons retenu avant tout qu'une confluence n'était pas le raccord, instantané, de deux lignes sur une carte, mais la conjonction progressive, fonction du temps et de l'espace, de deux hydrochimies. La chose, on le verra, pourrait avoir son importance en écologie.

III - VARIATION DANS LE TEMPS DU GRADIENT HYDROCHIMIQUE

Pour être nécessaire à la clarté de l'exposé, la distinction a quelque chose d'arbitraire que l'on a été conduit à établir entre une variation "hors du temps" de l'eau depuis sa source, et l'influence sur cette évolution spatiale des saisons successives. Nous avons ainsi évoqué déjà les conséquences pour le G. C. des différences de débit ; or celles-ci constituent justement, avec celles de température, l'une des caractéristiques majeures de l'évolution saisonnière

d'un cours d'eau. L'été n'est-il pas synonyme sous nos climats, en même temps que de chaleur, de faibles précipitations et d'évaporation intense, toutes causes d'un relatif assèchement pour les eaux épi- et hypogées ? Et l'hiver au contraire évocateur de froid, et d'humidité sous toutes formes ? Le graphique VI joint en annexe, qui rassemble pour une période de 3 ans quelques données météorologiques mensuelles, illustre ces notions et les chiffre : en mm d'eau, degrés thermiques et nombre de jours pluvieux.

Nous avons cru cependant profitable dans la perspective écologique qui est la nôtre de considérer à part, en un ensemble, les changements qui interviennent au long de l'année dans les G. C. des eaux courantes : on les peut ainsi confronter avec l'évolution biologique contemporaine des Planaires.

De même encore notre analyse s'est efforcée de dissocier autant qu'il se pouvait les deux facteurs le plus souvent conjoints mais non toujours ; température et débit, afin de mieux cerner leurs responsabilités respectives dans les diverses modifications graphiques constatées en un cycle annuel.

- A) les crues et le facteur DEBIT

Un graphique spécial de la Buèges (fig. 15) explicite l'influence sur le G.C. d'une crue consécutive à des précipitations abondantes.*

* On peut reprocher à ces courbes de ne pas exclure totalement l'intervention du facteur température, puisque la crue s'accompagne d'un rafraîchissement évident ; la variation est en réalité minime : 1°5 en moyenne pour l'amont de la station VI.

La comparaison de deux autres courbes de la même rivière, plus voisines encore quant à la température mais opposées par le débit, n'infirmait pas les conclusions que nous allons dégager. Ces deux courbes, 03 du 17 mars 1961 et 05 du 2 mai 1962 (fig. 12), correspondent à des débits à l'avenant des conditions météorologiques : mai pluvieux et mars sec (fig. VI). On pourra en particulier comparer avec profit du point de vue pH les stations III, VI et VIII.

Les trois courbes figurées sont l'expression de trois séries de prélèvements, effectuées à 1 ou 2 semaines d'intervalle (les 13-IV, 28-IV et 3-V 1961) : pour la première après de longues semaines de sécheresse, la seconde après quelques orages récents (débit en hausse), la dernière enfin après de grosses pluies (crue importante) - cf. fig.VI.

Premier effet : QUANTITATIF - Pour chaque station particulière tendance à la hausse de l'acidité carbonique libre et combinée : la crue peut par exemple doubler la teneur primitive en CO_2 (stations IV et V). Pour l'ensemble des stations, la pente générale du G. C. s'atténue et s'étend plus loin vers l'aval, de la même façon que se ralentit l'équilibration thermique de l'eau au contact de l'atmosphère.

Tout cela trouve une explication satisfaisante dans l'accroissement du débit, que nous avons vu restreindre la baisse par diffusion du taux de CO_2 . On peut entendre encore que la vitesse accrue du courant "rapproche" les stations (en durée de parcours), et par conséquent éloigne dans l'espace (mais non dans le temps) l'heure du dénuement en CO_2 , de la complète oxydation du fer dissous, etc...

Bref, le même contraste qui opposait le fleuve au ruisseau (la Buèges au Verdus à même échelle) se retrouve entre la crue et l'étiage : à moindre débit, appauvrissement carbonique supérieur par unité de distance, cependant que la crue adoucit au contraire et déploie la pente générale du G. C.

Second effet : QUALITATIF - il nous ramène au problème des rapports entre l'Etat et les factions", nous voulons dire des confluences.

Manifestation de puissance hydrologique, la crue régularise la pente du G. C. (courbe 3) : tend à effacer toute perturbation localisée provoquée par une chute ou un rapide (facteur physique), aussi bien qu'à noyer (à diluer) l'impact d'un affluent ou d'une source riveraine (facteur chimique) ; les stations III et VI de la Buèges rentrent dans le rang, c'est-à-dire cessent de se singulariser par un "clocher" sur la courbe du pH.^{*} En bref, le pouvoir central étouffe les particularismes ("Bonapartisme").

Les effets inverses de l'étiage se lisent déjà en négatif dans cette description graphique de la crue : "le chat parti, les souris dansent" ; retour à un moindre débit, retour à la "décentralisation" et à la "féodalité". Les stations III^{**} et VI^{***} soulèvent à nouveau "en guirlande" par leurs sources cachées la courbe sensible du pH (1). En l'absence de remous et courant violents, la source Bugadière pénètre profondément l'Hérault d'une veine liquide riche en CO₂, décelable loin en aval (station IV B in fig. 16)... etc. A la plicature des courbes (tracé "en dents de scie") par l'exaltation de l'influence relative des conditions locales s'adjoint la rétraction du G. C. en amont, envers de ses débordements vers l'aval (premier effet, quantitatif) ; dont il résulte en définitive un aspect graphique comme "ratatiné", évocateur de "deshydratation" (cf. Buèges, F. 12-a, compte tenu de " l'amplification " apportée par la température).

De ces deux effets pourtant de la crue, quantitatif et qualitatif - en donnant à celle-ci le sens le plus large de débit majoré,

* voir aussi plus loin station IV in 2.5.4., fig. 18.

** cf. fig. 17-a, et 2.7.1. (fig. 21).

*** annexe XII et fig. X.

provisoirement par des précipitations, ou en permanence quand les réserves d'eau hypogées se trouvent au plus haut - le second nous a semblé devoir être le plus gros de conséquences pour l'écologie. Du point de vue de la Planaire qui l'habite en effet, la station Buèges VI par exemple perdue au sein d'un "immense" biotope subit tour à tour à la façon de quelque lointaine province la fêrule centralisatrice de la source capitale (crue), et le joug débonnaire d'une notabilité locale : la micro-source (étiage) ; et la question immédiate se pose alors au chercheur de savoir à qui dans cette alternative va la préférence de l'habitant, de qui la prépondérance s'avère la plus bénéfique pour la biocoenose. A quoi l'observation répond sans hésiter que la même crue qui estompe toute singularité particulière se révèle aussi dans l'ensemble défavorable aux populations de Planaires ; l'inverse non moins vrai pour les basses eaux.

La cause semble donc entendue. Il ne nous reste plus que d'isoler et étudier durant le répit de l'étiage ces conditions locales plus heureuses d'apparence, au nombre desquelles les facteurs hydrochimiques ne sont certainement pas les derniers. Une étude précédente en effet a montré les Planaires distribuées à grande échelle en fonction du climat ; les micro-implantations par conséquent, pour ne ressortir que de micro-conditions, seraient exclusives a priori d'une nouvelle intervention de ce facteur, au moins de premier plan... et de laisser par là le champ libre aux autres, dont l'hydrochimie.

- B) l'Eté et le facteur TEMPERATURE

Autant qu'au moindre débit, l'été correspond à la plus grande chaleur (fig. VI) ; et de la même façon que quelques courbes de la Buèges nous ont permis d'isoler le premier de ces facteurs, deux graphiques, du Verdus et de l'Hérault, serviront ici à mettre en évidence l'influence "à l'état pur" de la Température : amplificatrice.

- Le canal du Verdus (fig. 13 : station II à XII), destiné à l'irrigation, voit pour cela son débit régularisé par une intervention de l'homme : le barrage de la station III en l'espèce agit selon l'occurrence comme seuil ou comme trop-plein, et garantit de la sorte mois après mois des apports à peu près invariables (aux dépens de la suite du ruisseau).

On observe dans ces conditions qu'un décalage de température entre l'été et l'hiver de l'ordre de 4° à 5° ($16^{\circ}5-12^{\circ}$) s'accompagne sur le graphique entre les stations III et X d'une différence dans l'intensité de la déperdition en CO_2 (à laquelle le débit ne prend aucune part) : la courbe d'été de pente plus rapide croise celle d'hiver.

- Le graphique de l'Hérault (fig. 16), au contraire de l'exemple précédent électivement occupé de la variation de CO_2 ne concerne que la phase terminale et incrustante du G. C., laquelle se déroule nous le savons à pCO_2 sensiblement constante. Nous sommes ici en effet plus qu'assez loin de la source (60 km), pour penser avoir atteint en toutes saisons et circonstance cette partie du cours où les bicarbonates (de teneurs comparables pour les trois dates figurées) assument seuls les frais de la décarbonisation ; la pCO_2 de l'eau asymptote à celle de l'air, se maintient à des taux voisins de l'équilibre : toute perte appelant une hydrolyse immédiate compensatrice.

Le débit estival de l'Hérault se trouve à coup sûr très réduit : de 10 à 20 fois par rapport à l'hiver ; ce qui explique pour une part certaine les différences saisonnières patentes observées entre les courbes HCO_3^- dans l'intervalle des stations III à VI exempt d'affluent majeur (leur croisement en particulier aurait la même signification de perte accélérée, sinon même cause, que dans le canal du

Verdus). Par contraste, les teneurs en CO_2 libre apparaissent remarquablement stables même en été, à quelques centièmes de mé près, que l'eau s'enrichisse en calcium ou le précipite, qu'elle dévale ou dorme en aval ou en amont d'un barrage, etc... Une telle indifférence aux divers facteurs que nous avons reconnus capables de modifier au long d'un cours d'eau la diffusion du CO_2 , partant la pente du G. C., exclut leur influence, et les teneurs en CO_2 libre ne seraient caractéristiques par conséquent que des conditions thermiques saisonnières.

Or, à la baisse d'une vingtaine de degrés en hiver (de 26° à 6°) correspond un taux de CO_2 libre triple ou quadruple, et un pH inférieur de plus d'une demi-unité. Ce second point peut sans doute s'interpréter comme le signe d'une sursaturation estivale en ions $\text{CO}_3^{=}$, conséquence de la rapidité extrême de la décomposition des bicarbonates. Quant au premier, les teneurs en CO_2 bien supérieures à basse température, il nous faut les mettre sur le compte de la moindre solubilité à chaud de ce gaz, de la même façon que le croisement de ses courbes de diffusion au Verdus-canal signifiait pour ce processus une cinétique accélérée en été.

Bref, les deux graphiques du Verdus et de l'Hérault vérifient nos conclusions de l'expérimentation, savoir : que la diffusion du CO_2 est en été plus rapide et plus achevée, que la rivière en est pauvre plus vite et davantage.

Et cette même orientation englobe il va de soi les substances associées : le calcium (courbes HCO_3^-)... etc. Quant au fer et autres métaux à valence double, leur situation ne pourra qu'être pire encore, puisque indépendamment de la décarbonisation la température en accélère l'oxydation.

Pour conclure cette étude sur la variation saisonnière, il paraît difficile et surtout byzantin de démêler de qui l'influence sur le G. C. est la plus grande, de la température ou du débit, puisqu'aussi bien la Météorologie (F. VI) nous a montré la coïncidence habituelle des maxima thermiques et minima de précipitations - la réciproque hivernale étant à peine moins vraie suggérant de la sorte pour les deux facteurs hydrologiques correspondants des évolutions opposées lesquelles aboutissent précisément à des effets sur le G. C. convergents.

Donc, les graphiques figurent des résultantes, où température et débit saisonniers du cours d'eau ont inscrit leurs marques respectives, conformes dans l'ensemble. Il en ressort un contraste considérable entre les saisons extrêmes : la chose se vérifie avec la totalité des rivières étudiées (cf. en particulier Buèges : f. X, Hérault : f. 16), ... pour chacune d'elles dans son ensemble (le gradient d'acidité libre se rétracte en été vers l'amont de quelques 5000 m dans la Buèges, 3000 m dans le Lez ; l'amorce de la précipitation calcaire rétrograde de même par rapport à l'hiver), ... aussi bien que dans le détail (comparer au Verdu les effets été-hiver de la chute de barrage III-III_{bis}, dans le Lez les teneurs en CO₂ de la station III plus que doublées en hiver...) etc... Le gradient hydrochimique apparaît ainsi à la mesure de l'hydrologie physique : "vaches maigres" en été, "vaches grasses" en hiver...

Au risque cependant de nous répéter, telle opposition quantitative spectaculaire de l'hiver à l'été ne nous a pas semblé la plus essentielle pour l'écologie, mais davantage le contraste qualitatif : ce renversement hiérarchique dans les rapports d'un cours d'eau avec ses micro-affluences.

Ne serait-il pas paradoxal dans la perspective d'un conditionnement par l'hydrochimie, que la plus grande activité biologique des Planaires durant la belle saison, soit contemporaine en gros de l'appauvrissement maximum de la rivière ? ... Que le "Plus", dépende du "Moins" ? ... Tout au contraire le mécanisme apparaît digne d'être gardé en mémoire de la "Fronde (estivale) des Princes" : par quoi un quelconque afflux riverain (la source Bugadière par exemple), grand par l'acidité carbonique avec tout ce que cela implique plus que par le débit, s'opposera en vain l'hiver aux empiètements d'un cours d'eau de caractéristique inverse dans la règle (l'Hérault) ; mais que vienne l'été, alors se déploie son influence dans ce fleuve qui n'est plus physiquement et chimiquement parlant que l'ombre de lui-même : l'acidification s'accuse et s'élargit dans la zone du confluent, enrichissement hydrochimique global... Aux graphiques estivaux traduisant la plus grande misère d'une eau courante peuvent ainsi correspondre, entre d'étroites limites, des foyers de plus grande "opulence" hydrochimique, lesquels pourraient bien eux, influencer sur l'hydrobiologie...

Par tel schéma relationnel nous terminerons ce chapitre consacré aux aspects hydrologiques du G. C. Vaut-il exceptionnellement dans un cours d'eau, ou s'applique-t-il plutôt avec une fréquence suffisante pour mériter d'être pris en considération par l'écologiste ? Qu'advient-il surtout à la biocoenose végétale et animale qui hante de tels foyers ? Autant de questions que nous devons maintenant aborder.

CHAPITRE CINQUIEME : - Aspects PEDOLOGIQUES du G. C.

- SYNTHESE et GENERALISATION.

Complémentarité et signification singulière des aspects hydrologiques et pédologiques.

- 1^o) La variation pédologique dans l'espace.

- lit et vallée fluviale d'une eau calcaire (Verdus), d'une eau argilo-calcaire (Lez et Buèges) : éluvion et illuvion, la seconde subdivisée en ferro-argileuse, puis calcaire ; décalage mais chevauchement.

- 2^o) Fluctuations saisonnières et climatiques dans la sédimentation.

- aspects QUANTITATIFS : abondance et précocité en été (à chaud).
- aspects QUALITATIFS : dépôts plus ferro-argileux à froid (hiver), plus calcaires à chaud (été).
- En définitive : diversité des manifestations pédologiques suivant les conditions climatiques ou saisonnières, au moins autant que selon la composition d'origine de l'eau.

... Mais pour nous la signification reste unique de "cime-tière minéral" en aval, dont nous saurons désormais induire l'hydro-chimie d'amont, "vivante", celle-ci éventuellement active sur l'hydro-bionte : Valeur SYMPTOMATIQUE de la Pédologie.

- 3^o) Le Gradient Hydro-pédologique : Synthèse et ZONATION.

- Division ternaire standard d'un quelconque cours d'eau, en une zone sub-ELUVIALE (eau agressive pour le calcaire), et deux autres, ILLUVIALES : précalcaire (ferro-argileuse) et calcaire ; leurs caractères distinctifs, hydrologiques et pédologiques.
- Homologie avec la zonation des pédologues, et jusque dans certaines modalités binaires : par suppression de l'incrustation calcaire (en climat frais et humide : podzol), ou au contraire de la migration ferro-argileuse (en climat chaud et sec : "terra rossa") - conditionnement majeur par les facteurs climatiques (saisonniers).

- 4^o) Le Gradient hydropédologique : GENERALISATION.

- Avant toute mise en évidence pour de tels processus d'une éventuelle efficience écologique, nous posons la question préalable de leur FREQUENCE dans le temps et dans l'espace ; réponse : OUI.

... omniprésence au long des périodes géologiques jusqu'à nos jours.
... omniprésence dans tout cours d'eau, grand ou petit ; et surtout la notion décisive (multipliée à l'infini) de gradients secondaires, en particulier infimes et latents.

- Deux observations exemplaires de tels MICROGRADIENTS carboniques décelés, le premier par l'analyse de l'eau hyporrhéique, le second par l'observation pédologique et le contexte.

CONCLUSION... où l'on commence à pressentir pour le G. C. une place en écologie.

C'est faute de pouvoir diffuser à l'atmosphère que le CO₂ biologique emprisonné dans le sol en solubilise les éléments. L'exsurgence d'une eau hypogée représente donc pour lui la perspective d'une libération prochaine, et pour tous les minéraux qui l'accompagnent celle d'un retour à la terre dont ils avaient cru s'évader. Cette insolubilisation minérale, progressive et différenciée, qui double par conséquent dans l'espace le gradient hydrologique, se manifestera au niveau du lit de la rivière par une série de dépôts échelonnés.

Tout autant donc que les résultats de l'analyse hydrochimique ces manifestations pédologiques sont symptomatiques du G. C., mais avec quelques différences notables toutefois. Ici, l'analyse nous a fourni une sorte d'instantané photographique daté, nous voulons dire en rapport avec certaines conditions fluctuantes de température, de niveau actuel des nappes souterraines... ; là, l'observation négligera au contraire ces fluctuations saisonnières ou annuelles, pour ne retenir d'emblée en quelque sorte qu'une moyenne, plus exactement - scripta manent - une somme. C'est dire à la fois l'intérêt différent et les limites de chacun de ces deux ordres d'information : une série d'instantanés successifs, et nous avons un film animé, un mouvement, une évolution, une dynamique... mais valable seulement pour l'instant ;

ailleurs, des dépôts permanents comme des inscriptions gravées sur quelque stèle : l'histoire figée en souvenir, codifiée aux dépens de toute souplesse et nuance mais aussi schématisée et simplifiée de ses caprices aux yeux de l'observateur, lequel pourra ainsi plus aisément accéder à la vue d'ensemble.

Si encore ces deux catégories sont applicables au G. C., le "fonctionnel" et "l'organique", disons que la variation hydrologique prend place dans la première et la pédologie dans la seconde. Cela implique corrélations, que nous retrouverons en effet : avec évidence la "fonction crée l'organe", et la pédologie en retour peut influencer l'hydrochimie.

Mais les deux points de vue ne concernent en définitive qu'une seule et même réalité, d'où l'obligation que nous ferons nôtre de ne point trop les dissocier, de rapporter au contraire l'un à l'autre à tout instant gradient hydrologique et dépôts pédologiques.

Dernier trait distinctif enfin, plus pragmatique, l'analyse hydrochimique revêt la signification d'un coup d'oeil jeté sur le G.C., encore que par le détour du laboratoire : vision trop brève, caduque et surtout médiate, qui de ce fait impose renouvellement périodique, et de revenir aussi chaque fois la confronter à l'immédiat. Le faciès pédologique en revanche autant qu'une statue tient la pose : appréciation immédiate, toujours vérifiable ultérieurement, et valeur durable.

Avant de nous poser plus tard la question de savoir si la pédologie du lit du cours d'eau possède quelque influence éventuelle sur la vie des Planaires, accordons lui d'ores et déjà que ses manifestations comptent parmi les symptômes premiers et tangibles de la réalité du gradient. C'est dans cette perspective que nous en abordons l'étude.

I - LA VARIATION PEDOLOGIQUE DANS L'ESPACE

Le relevé de cette variation fait appel à des moyens simples, les jambes et les yeux de l'observateur, et ne saurait avoir d'expression graphique à l'image du gradient hydrochimique. Tout comme le profil vertical d'un sol, il consiste en une succession de zones ou "horizons", aux limites plus ou moins incertaines du fait à la fois de la continuité et de l'intrication des différents processus de précipitations, et à la fois des flux et reflux saisonniers.

On peut pourtant, de la même façon que nos graphiques mettaient en parallèle plusieurs variables dont l'ensemble exprimait le G. C., distinguer ici deux variations pédologiques conjointes de l'amont vers l'aval : celle du lit du cours d'eau proprement dit, immergé de façon habituelle, et celle de la vallée fluviale que l'intervention humaine rend souvent moins expressive. La première signe l'histoire récente et la seconde la préhistoire du gradient ; un léger décalage pourra parfois s'observer entre elles, mais une contradiction fondamentale, point.

Enfin à l'instar du pédologue, obligé dans les sols peu évolués surtout (endodynamomorphes) de tenir compte du matériau géologique, nous devons mentionner la roche-mère et les alluvions mécaniques, parfois très différentes, dont la fonction excède celle de simples substrats passifs pour avoir contribué à façonner le gradient : un dépôt de Fer ou de tuf s'opère différemment sur un gneiss et sur un calcaire.

- A) Exemple d'une eau calcaire : le VERDUS - (fig. 13)

Dans le fond de la combe du Verdus, des strates calcaires panachées de marnes du Bajocien-Aalénien représentent la roche-mère.

Par dessus s'amasse à des degrés divers un matériel détritique de tout calibre provenant également des divers étages jurassiques sus-jacents, Bathonien dolomitique et Callovo-oxfordien marneux : alluvions mécaniques mêlées aux éboulis issus d'une tectonique "en banquise"...

- a) la vallée fluviale : Côté amont, la teinte rouillée domine sur les strates mis à nu ; enduit superficiel comme le révèle la cassure de la roche, gris foncé sur sa tranche : le calcaire a servi de point d'appel pour le dépôt du Fer dissous migrant.

Viennent ensuite d'anciennes terrasses autrefois cultivées : sable dolomitique et éboulis, noircis par un peu d'humus ; les colloïdes peu abondants s'y trouvent fortement calcifiés : le palper laisse une sensation sèche et grenue (rendzine).

Au-delà du barrage de la station III ($x = 150$), le tuf apparaît ça et là scellant poudingue ou brèche, puis de plus en plus épais vers l'aval parfois de plusieurs mètres et pur de débris rocheux, aussi bien au voisinage du lit actuel que quelques 20 mètres au-dessus. Au-delà de la perte (station VII), tout le lit élargi et déshabité en est envahi : le Verdus coule désormais souterrain au-dessous d'un véritable plancher de "béton" naturel.

Ce rapide aperçu montre par conséquent le contraste d'un amont ferrugineux et d'un aval où prévaut le tuf ; entre eux, une zone de transition progressive, apparemment enrichie de rares colloïdes calcifiés.

- b) le lit actuel, non modifié par l'homme, reprend cette même esquisse pour la préciser et l'enrichir.

- à la source, le fond de l'eau juxtapose sable dolomitique et graviers calcaires ; absence de toute argile : la finesse du sable semblerait indiquer qu'il ne s'agit pas tant d'un nettoyage mécanique qui aurait entraîné les colloïdes, que d'une impossibilité chimique pour ceux-ci de se fixer (dispersion), voire d'une détersion.

Les roches rongées par l'acide carbonique (et peut-être une microflore lithophage ?) apparaissent creusées d'alvéoles, hérissées d'arêtes vives, de minuscules fragments coquilliers fossiles mis à nu (fig. 19 - 1) ; cette "agressivité" au palper n'est que l'exacte réplique à celle chimique de l'eau, sans doute renforcée par le courant.*

L'absence de tout film colloïdal donne encore au fond une apparence de propreté, un éclat tel que l'eau en paraît remarquablement limpide ; aspect qui se trouve encore accentué par une microflore épilithique abondante et polychrome : teintes vertes et jaunes de toutes gammes, rouges et brunes sur des cailloux blanc-beige ou gris soutenu...

- vers l'aval, très vite ces caractères vont s'estomper et se modifier : petits enduits limoneux ou organiques encrassant le fond (surtout si le courant faiblit) ; traînées rouilles marquant certaines roches - leur

* Pour avoir arpenté pieds nus une galerie noyée du fond de la grotte du Sergent (Du Caylar, J. 1953), en quête du réseau d'alimentation de la source du Cabrier, nous croyons pouvoir affirmer que "l'agressivité" des roches relève essentiellement des facteurs physico-chimiques, vu l'absence de toute flore à ce niveau. Machefer ou scorie volcanique ne donneraient pas au contact des sensations différentes.

agressivité s'émousse - bientôt lisses et comme vernissées (fig. 19-2); moindre limpidité de l'eau, en réalité illusion optique due à un fond moins lumineux... etc.

Dans le canal où l'incrustation se produit plus tardivement (G. C. plus progressif), les pierres ont pris aux environs des stations VIII - IX ($x = 250$ m) des teintes oxydées allant du jaune indien au rose.

Au-delà dans le canal et sitôt dépassé la station III dans le ruisseau, les teintes virent au beige mat et uniforme ; de fines granulations miliaires apparaissent à la surface des pierres : la rugosité "sèche" du tuf y prend la place du modelé vernis, héritier lui-même de l'âpreté coupante de l'exurgence.

A la station V ($x = 350$ m) et plus loin, le tuf scelle les pierres au fond du ruisseau et bientôt submerge tout ; quelques rares dépôts d'une terre noirâtre et grumeleuse ; eau terne d'aspect c'est-à-dire fond sans éclat de couleur neutre, à peine verdi ; vases de tuf frangées de mousses rabougries, pétrifiées, comme imprégnées de sable au toucher... Une sorte de désert sub-aquatique a succédé aux vertes prairies.

*

Dans cette série pédologique, il semble que l'on puisse discerner et opposer deux zones essentielles :

- l'une décapée : éluviale, au voisinage immédiat de la source (1).
- ... et l'autre encrassée où domine le calcaire : illuviale, à l'extrême aval (3) ; l'ennoyage, massif et brutal dans le ruisseau, s'ébauche seulement et surtout apparaît de façon très progressive dans

le canal (comparer les courbes hydrochimiques respectives - F. 13).
- transition entre elles et accessoire, une troisième zone s'interpose, assez mal individualisée (distincte surtout dans le canal) ; "fondu enchaîné" marqué au coin de l'illuvion ferrugineuse (2).

D'argile dans ce profil, point ou si peu : trois poignées d'une terre noire surcalcifiée en quelques recoins abrités du courant, de rares enduits beiges vaguement limoneux sur les roches... Tous signes de la pauvreté initiale de l'eau en produits siliceux à l'état pseudo-dissous.

- B) Exemples d'eaux argilo-calcaires : le Lez et la Buèges *

Le LEZ (fig. 14) jaillit "tout armé" d'un gouffre circonscrit de collines Berriassiennes, où d'épais lits de marnes alternent avec des strates calcaires compacts ; Crétacique et Tertiaire ici, plus riches en argiles que les terrains Jurassiques du cas précédent, ont présidé à la naissance.

- a) la vallée fluviale : le lit s'inscrit d'abord dans la roche-mère, mais celle-ci disparaît dès la station III ($x = 750$ m) quand s'ouvre une large plaine illuviale massivement argileuse ; argile au caractère plastique marqué entre les stations III et IV, en quoi nous avons voulu voir l'indice d'une non-saturation en calcium.

* la possibilité n'existait pas pour nous localement d'étudier un cours d'eau non calcaire de quelque importance. On peut cependant prédire sans risque pour de telles eaux, outre l'absence de zone d'incrustation, une difficulté beaucoup plus grande à se fixer (en l'absence de Ca^{++}) pour l'argile en suspension, et le caractère nomade de ses dépôts constitués (érosion physico-chimique par les crues de saison froide).

Au kilomètre 7 (station IX), la même argile tout aussi abondante sera trouvée moins collante et "grasse", plus motteuse et friable : impression sans valeur objective, ou plus grande teneur en Ca^{++} absorbé ? Nous inclinierions vers la seconde hypothèse.*

A une distance double (et dès avant même), d'importants dépôts de tuf dépassent aux environs de Castelnau plusieurs mètres d'épaisseur.

Cette esquisse de la vallée fluviale indique par conséquent déjà l'abondance des colloïdes siliceux, qui manquaient au Verdus, et la précession de leur dépôt relativement au Calcaire.

- b) la même succession, discriminée davantage, se retrouvera dans le lit actuel, étalée sur des kilomètres au lieu des hectomètres du Verdus.

Dans le courant au pied du barrage de la source ($x = 30$ m) : calcaires marneux gris-bleus, agressés, et graviers propres, perméables ; polychromie végétale et minérale, etc...

Déjà à la station III, quelques traînées rouillées sur des galets émergés en été. Le lit fait son chemin au-delà dans l'argile compacte jusqu'au barrage de la station IV, auquel succède un long rapide ; dans le courant au niveau du barrage, des graviers encore propres, les roches alvéolées et agressives au contact, mais surtout totalement enrobées d'un enduit brun foncé, ferrugineux.

* Une analyse pédologique, excédant nos moyens, pourrait en apporter la preuve formelle.

Au barrage de Moulin Neuf (station V, au kilomètre 3), l'argile commence à engluier les pierres, à colmater les lits de galets. Quelques petites granulations de tuf font leur apparition çà et là.

Plus en aval enfin, la tendance à l'ennoyage s'accroît : dans les portions lentes du cours l'argile domine ; le tuf habille et boursoufle chaque barrage successif, avec une intensité croissante au-delà de IX (km 7) etc... Il semble que progressivement s'inverse l'importance relative du tuf par rapport à l'argile : celle-ci de plus en plus doit céder le pas.

De cette description on peut retenir la ségrégation anticipée du dépôt ferrique, et l'interposition de l'argile entre Fer et Calcaire. Mais il ne faudrait pourtant point tomber dans la caricature : les dépôts élémentaires apparaissent fondamentalement intriqués. Ainsi lorsque argile et calcaire précipitent, ils sont quelque peu "colorés" par le Fer, preuve que ce dernier n'a pas encore disparu de l'eau dans sa totalité ; et pour eux-mêmes, l'accent qui se pose d'abord sur l'un puis sur l'autre ne devient sensible à dire vrai qu'à grande échelle (plusieurs kilomètres) : chacun à tour de rôle l'emporte, mais relativement, jamais de façon exclusive. On ne peut donc que rapprocher ces faits de l'érosion d'un gneiss à biotite mentionnée dans un chapitre précédent^{*} : celle-ci, aussi bien que la sédimentation fractionnée dont il est question dans l'instant, s'expriment l'une comme l'autre en pourcentage, en valeurs relatives, en propor-

* 2.3.2.

tions*. Rien d'absolu n'oppose une marne à un calcaire compact.

Quoique moins riche que le Lez en Argile et en Fer, la Buèges s'apparente cependant au même type (fig. X) :

- Roches-mères liasiques, du Sinémurien au Bajocien-Aalénien.
- Une plaine fluviale qui montre assez nettement la succession de trois zones : - 1) des graviers et roches alluviales, plutôt perméables, point trop colmatés, durant le premier kilomètre jusqu'aux stations III-IV. - 2) trois bons kilomètres ensuite plus argileux, mais de moins en moins "gras", calcifiés davantage après la station VIII (argile plus motteuse et friable) - 3) enfin le tuf apparaît avec quelque importance au-delà de la station IX ($x = 3925$), pour devenir exclusif vers la station XI ($x = 5300$) où il atteint plusieurs mètres d'épaisseur.
- Dans le lit proprement dit les premières teintes rouillées sont visibles sur les roches dès avant la station II, et l'encrassement colloïdal plus quelques granulations de tuf entre III et IV. Au kilomètre 5, entre IX et X, le tuf envahit certaines zones de rapide ; il ennoye et colmate tout au-delà de la station X.

* cf. DEMOLON p. 86 bis : pourcentage d'argile (1er chiffre) et de calcaire (second chiffre) dans les horizons successifs d'un sol brun podzolisé - A_1 (13,6 - 0,2) - A_2 (20 - 0,2) - B_1 (24,7 - 0,6) - B_2 (13,9 - 14). Lire par conséquent : éluvion en $A_1 - A_2 - B_1$, et illuvion en $A_2 - B_1 - B_2$, intriquées mais décalées pour les 2 catégories de substance.

II - FLUCTUATIONS SAISONNIERES ET CLIMATIQUES
DANS LA SEDIMENTATION

Ce développement peut sembler superflu après ce qui a été dit dans l'introduction de ce chapitre. Pour être discrets cependant, des symptômes n'en existent pas moins qui témoignent de modifications saisonnières dans la formation des dépôts. Nous les rapporterons ici pour élargir notre compréhension du G. C. et être à même de mieux interpréter nos observations.

Ce que nous savons déjà par l'expérimentation ou l'analyse de la variation été-hiver du gradient hydrochimique permet d'affirmer en été les dépôts plus abondants, et constitués au plus près des sources. Ce premier aspect évident, quantitatif, de la variation saisonnière ne nous retiendra pas : une quelconque courbe estivale de HCO_3^- l'illustre suffisamment ; on en peut déduire par exemple que les traces colorées ferrugineuses signalées dans nos descriptions étaient traces estivales, correspondant à l'acmé des effets "contractants" sur le G. C. des conditions de débit et de températures... etc.

*

Nous voudrions insister davantage sur un second point : le fait que ces différences d'intensité dans la production des dépôts aboutissent à diversifier leur qualité.

En saison froide par exemple, crues et débit moyen élevé ne suffisent pas à expliquer l'eau plus volontiers trouble ou simplement opalescente : le trait dénote pour l'argile en suspension une agglutination amorcée^{*} mais incomplète, une floculation lente à se

* Benezech, p. 375 : relation entre diffusion-absorption de la lumière et volume des particules. (formule de Lord Rayleigh).

produire et sujette à caution, au moins autant qu'un arrachement mécanique par la violence du courant. C'est alors qu'on trouve avec une plus grande fréquence les roches et végétaux immergés, encrassés d'enduits limoneux, labiles ; toutes tendances qui en été s'inversent : "décrassage colloïdal", et eau moins prompte à se troubler pour être tôt clarifiée par une floculation décisive.

Tel contraste entre saisons extrêmes, quantitatif en première apparence, n'est pas sans nous rappeler l'expérimentation sur le fer dissous, où l'on a vu à basse température l'eau rouillée et diffusant la lumière, mais bientôt limpide à chaud par dépôt de volumineux flocons d'hydroxyde. Bref le froid, la fuite paresseuse du CO_2 , les débits élevés (qui impliquent encore des moyens accrus de désension mécanique, encourageant toute velléité de migration)... tout cela ensemble l'hiver signifie pour les colloïdes, tant ferriques qu'argileux, une dispersion plus aisée et une floculation hésitante faute de calcaire au voisinage de la surconcentration, un maintien prolongé en suspension c'est-à-dire des "voyages au long cours"... On imagine sans peine l'inverse estival : chaleur, fuite précipitée du CO_2 , étiage... l'appel d'ions H^+ de la micelle vers le liquide et sa contrepartie calcique dont on sait le rôle immobilisant radical...

Dès lors il n'est plus que de considérer une station anonyme de l'aval d'un cours d'eau : l'hiver y déposera moins de calcaire sans aucun doute, mais en proportion plus d'argile, parvenue jusqu'à elle parce que mieux dissoute au départ dans l'intimité du sol, et moins pressée ensuite de se fixer, toujours tentée par de nouvelles échappées... Quand l'été au contraire, pour avoir très tôt débarrassé de ses colloïdes dûment précipités avec force Calcium une eau déjà moins riche à l'origine (cf. terra rossa), ne peut plus apporter à la

même station que du calcaire (ou presque) et en quantité massive : différenciation QUALITATIVE donc des dépôts.

A l'instar par conséquent de quelque géosynclinal, le lit du cours d'eau s'encroûte tour à tour de marnes puis de calcaires compacts, et si l'échelle n'est pas la même dans la durée non plus que dans l'épaisseur des manifestations, on peut cependant croire à la similitude des conditions, des mécanismes et des effets. La pléthore argileuse toute relative, postérieure au jurassique moyen-supérieur* traduit un refroidissement** du climat torride, contemporain des strates fortement calcifiées ; mais dans le travertin de la station XI de la Buèges, chaque hiver interpose de semblable façon entre deux feuillets estivaux de tuf un délit plus riche en argile : stratification actuelle à l'échelle des saisons au lieu que des époques géologiques révolues.

Ces divers aspects saisonniers enfin des dépôts constitués devraient aussi, cela va sans dire, se retrouver suivant les conditions climatiques en rapport avec l'altitude ou la latitude : l'extrapolation s'impose. A l'extrême abondance du tuf dans les cours d'eau méditerranéens (sédiment estival ou de climat chaud) il ne peut

* En rappelant que le crétacé et le tertiaire plus riches en marnes sont à l'origine du LEZ, le plus riche en argile, et que le jurassique moyen et supérieur plus calcaire a engendré le Verdus.

** Une étude récente consacrée aux oeufs de Dinosaures du gisement d'Aix-en-Provence révèle les effets (néfastes) du froid sur la formation de la coquille, et rattache ainsi au refroidissement climatique des époques crétacique et tertiaire la disparition de ces Poïkilothermes à la fin du Jurassique.

correspondre sous des latitudes plus nordiques que davantage d'argile et bien moins de calcaire (dépôt hivernal ou de climat froid)*...

*

En définitive, selon la saison ou le climat au moins autant que selon la composition initiale de l'eau (reflet des terrains d'origine), les manifestations pédologiques varient : Protée...

Pour nous cependant, "l'oracle" garde toujours même signification essentielle : dans les horizons illuviaux d'un gradient carbonique, Fer ou Silice, CO_2 et Calcium... accèdent à notre observation dans la mesure où ils sont devenus substances "mortes", inassimilables par l'hydrobionte ou sans effet possible sur sa physiologie : tout aval ne figure plus qu'un vaste "cimetière minéral", et c'est seulement en amont, dans la partie éluviale du G. C. que pourrait se situer le théâtre d'une intervention éventuelle sur l'être vivant de ces facteurs chimiques.

Un peu comme l'archéologue remonte des pyramides ou des nécropoles à l'existence des Pharaons, à la vie de civilisations passées, nous aussi désormais allons induire de quelconques manifestations pédologiques l'évolution hydrochimique qui en est à l'origine. Des roches maculées d'hydroxyde de Fer vont prendre valeur de symptôme révélateur (un microgradient carbonique est là qui les précède à

* En climat froid, l'homologie dans le conditionnement et les effets, des dépôts étagés dans le lit d'un cours d'eau avec les horizons successifs d'un sol podzolique, apparaît encore plus évidente. (cf. DEMOLON, p. 51 : sols et climatologie).

coup sûr, et qu'il convient de déceler par l'analyse) ; ou bien ailleurs une crasse argilo-calcaire par quoi se traduit d'ordinaire la pauvreté de l'eau en CO_2 , pourra par une simple lacune dans sa continuité, l'existence d'un créneau décapé, signifier un regain d'agressivité de l'eau c'est-à-dire une émergence peut-être, à découvrir...

Cette valeur significative au moins des dépôts pédologiques ne nous sera pas contestée ; nous en verrons plus tard l'usage et l'intérêt.

III - LE GRADIENT HYDRO-PEDOLOGIQUE : SYNTHESE ET ZONATION

Avec les manifestations pédologiques devrait ici s'achever la description du gradient carbonique d'aération des eaux courantes.

Nous avons montré d'une part l'eau hypogée, globalement enrichie en divers minéraux grâce à la production par le sol de CO_2 biologique (avec l'appoint aussi d'un moindre potentiel redox, d'une température estivale moindre qu'en surface...), et d'autre part l'eau épigée, appauvrie du même CO_2 par rééquilibration avec l'atmosphère (accessoirement aussi plus riche en O_2 , plus chaude en été,...) et perdant successivement tout cet acquis connexe. Le gradient carbonique représente la transition de l'un à l'autre de ces états, variation dégressive, définie et signalée par l'analyse hydrochimique jointe à l'observation pédologique.

Nous avons vu au cours de cette variation "l'hôte" CO_2 et les substances "invitées" quitter les lieux selon une stricte étiquette, stéréotypée : CO_2 avant CO_3^{--} , le fer et autres oligoéléments devant les colloïdes, eux-mêmes suivis des alcalino-terreux. Tel échelonnement des départs, et des dépôts, suggérerait alors de distinguer

dans le gradient une zonation, imitée de celle des pédologues.

La chose n'apparaît pas impossible malgré l'importance des oscillations saisonnières ; en prenant par exemple pour bornes les points extrêmes correspondant aux débuts de la précipitation calcaire en hiver et en été, on découpe un quelconque cours d'eau en trois zones, de caractéristiques hydrologiques et pédologiques bien distinctes (fig. X en particulier).

- I/ côté amont, une zone sub-éluviale : teneurs de l'eau habituellement élevées en CO_2 libre et substances dissoutes, avec cependant un maximum hivernal. Proche encore du type "hypogée" par son acidité et sa température, cette eau agressive en permanence pour le calcaire n'en permet jamais aucun dépôt, et ne les permet pour le Fer et les colloïdes silico-alumineux que de façon minime, ou provisoire en été ; l'absence de calcium en instance d'immobilisation rend effectivement instables les floculats, que l'hiver pourra redisperser pour une nouvelle migration vers l'aval. Les sols sont en conséquence propres et perméables : "lessivés" de leurs carbonates et l'hiver de leur argile. L'analogie nous semble s'imposer avec un horizon (A_2)^{*} d'un sol podzolique.

-III/ à l'extrême opposé, côté aval, une zone d'illuvion calcaire, avec pauvreté permanente et maxima en CO_2 libre partant en toutes substances dissoutes ; le calcium en effet, dernier à disparaître, impose ici sa loi, immobilisant tout ce qu'il touche ; la quasi

* cf. la note citée plus haut, donnant proportions de l'argile et du calcaire à différentes profondeurs.

absence en particulier dans cette eau épigée accomplie des oligo-éléments métalliques biologiquement nécessaires contraste avec la zone précédente. Sols incrustés et colmatés d'argile et de calcaire ; selon le climat et selon la composition initiale de l'eau, ce dernier tend plus ou moins tôt à devenir prépondérant.

- II/ entre ces extrêmes enfin une zone s'interpose d'illuvion précalcaire : avec une eau de richesse moyenne en CO_2 , très variable au gré des saisons et des crues ; appauvrissement toujours mais l'été surtout en oligo-éléments et colloïdes dissous, jamais aussi profond et définitif cependant que dans la zone terminale, car l'hiver contredit périodiquement la disette estivale avec un taux de CO_2 suffisant pour prévenir l'incrustation calcaire, voire défaire en partie certains dépôts de l'été. Au sol dominant relativement le Fer et l'Argile ; cette dernière souvent trop peu calcifiée pour être stable, donc sujette à remaniements ou déplacements en saison froide.

Ces deux dernières zones illuviales trouvent évidemment leurs homologues dans les différents horizons (B) d'un sol, où argile et fer prévalent au plus haut et calcaire au plus bas (cf. note précédente).

Tout comme la roche-mère dans la pédogénèse, la composition initiale en minéraux de l'"eau-mère" a son mot à dire nous l'avons vu dans l'aspect que revêtiront ces deux zones illuviales ; mais il semble bien que ce soit les conditions climatiques qui finissent par l'emporter dans cette détermination, tout comme elle le font dans la zonation des sols terrestres très évolués (sols zonaux).

Beaucoup d'eau et une température plutôt fraîche sont en effet favorables à un lessivage important du sol (importance de l'horizon A, et illuvionnement ferro-argileux en B), sans incrustation calcaire : Podzols des climats maritimes tempérés froids. Dans certains de nos cours d'eau, ces mêmes conditions climatiques se retrouvent en hiver ; le froid et le débit élevé y étirent alors indéfiniment le G. C. vers l'aval ; extension de la zone I sub-éluviale, la zone II d'illuvion précalcaire envahit l'espace, cependant que l'incrustation calcaire amenuisée réduit la zone III à n'être qu'une ébauche sinon une hypothèse. Le graphique "hiver" par exemple de l'Hérault (fig. 16) montre bien cette absence de précipitation calcaire à 60 km pourtant de l'origine ; durant plus de 10 km, deux sources seulement suffisent à l'éviter et classent par conséquent cette portion d'aval dans la zone II (prédominance ferro-argileuse). Où commence la zone III ?

Inversement une température plus élevée et des précipitations atmosphériques moindres limitent le lessivage du sol, et au seul calcaire la migration, fer et argile étant précipités sur place. Il peut en résulter une "terra rossa" méditerranéenne, et dans un cours d'eau un gradient contracté dont le Verdus-ruisseau (fig. 13), avec son faible débit aux mêmes conséquences qu'une haute température, donne quelque idée : zones I et II avortées, réduites chacune à une centaine de mètres, mais zone III de prépondérance calcaire très étendue au contraire, débutant presque au sortir de la source ($x = 250$ m) et massivement incrustée ; la perte ne l'interrompt même pas puisque le lit, habité l'hiver au-delà de la station VII jusqu'à la résurgence, n'est que tuf et poudingue calcaire.

Ainsi donc dans un cours d'eau le climat ou la saison s'avèrent capables d'amputer notre division ternaire standard, mettant l'accent en intensité et en extension sur l'une des deux zones illuviales, aux dépens de l'autre ; la zone II de dominance ferro-argileuse

ou la zone III de dominance calcaire. Ne subsistent plus que deux zones : l'éluviale et l'illuviale, comme cela se voit pour des sols que le climat oriente, avec plus ou moins de bonheur selon leurs composants minéraux, par exemple vers le type podzol sans illuvion calcaire (tempéré froid humide), ou vers le type "terra rossa" sans éluvion ni dépôt argilo-ferrugineux (subtropical sec).

Toutes ces notions pourraient servir de base à une typologie des G. C. ; nous ne saurions la développer ici.

IV - LE GRADIENT HYDROPEDOLOGIQUE : GENERALISATION

Devenus familiers maintenant de l'érosion et de la sédimentation chimiques qui oeuvrent en permanence des origines hypogées des eaux courantes à leur terminaison, nous pouvons pressentir pour l'hydrobiologie des conséquences probables, bien plus qu'avec les mêmes processus physiques dont le caractère spectaculaire a trop souvent captivé l'attention.

Mais l'importance écologique d'un facteur ne se mesure pas seulement à son efficacité éventuelle biologique ou physiologique - toutes choses qui seront établies en leur temps - mais au moins autant à la fréquence de son intervention dans les conditions naturelles. Pour cette raison évidente les raz-de-marée, malgré l'indubitable de leur action, ne comptent pas au nombre des facteurs influents de l'écologie des Planaires. Nous posons ici par conséquent la question préalable de la présence du G. C. dans le temps et dans l'espace : un tel phénomène est-il exceptionnel, ou occasionnel, ou seulement actuel, ou bien très localisé à quelques cours d'eau, à de

rares portions de ceux-ci ? Possède-t-il au contraire, partout et depuis toujours, la plus grande fréquence statistique, l'OMNIPRESENCE ? C'est cette dernière hypothèse qui nous paraîtra devoir être retenue.

*

Nous avons vu déjà que la notion de G. C. débordait du lit étroit de la rivière à l'ensemble de sa vallée, que des mécanismes comparables sinon en tous points semblables étaient à l'oeuvre aujourd'hui dans la pédogenèse ou l'hydrochimie, qui sans doute ont joué jadis dans la sédimentation géologique. Si l'eau d'un terrain karstique en effet s'écoule relativement pauvre en fer et en colloïdes, n'est-ce point dans une certaine mesure parce que ce terrain lui-même en contient par rapport au calcaire des quantités minimales ; et cela pour avoir autrefois sédimenté (chimiquement) dans des conditions d'aération, de climat surtout, qui l'apparentent aux dépôts à dominance calcaire de l'été ou de l'extrémité aval d'un gradient (zone III) ? Et si inversement une source issue de schistes ou de marnes, apporte davantage de fer dissous et d'argile en suspension, n'est-elle point encore le reflet de la plus grande abondance constitutive de ces substances dans de tels sols ; composition résultant elle-même d'une sédimentation chimique plus proche du type "hiver" (zone II) ? **

Ces notions généralement admises par le géologue dénotent par conséquent la présence dans le temps le plus reculé de gradients

* Un limon des plateaux s'apparente à ces sols par ses eaux de drainage, mais sa constitution non plus primitive comme dans le cas des marnes résulterait secondairement de diverses conditions ayant favorisé une migration fractionnée du calcaire, avec abandon sur place des colloïdes.

** note p. : 250.

carboniques, et de plus offrent l'avantage de nous montrer le conditionnement de gradients hydrologiques actuels (rôle de "l'eau mère") par les effets de gradients passés (couches géologiques). De la même façon, des dépôts aval de gradients contemporains peuvent à leur tour influencer leurs eaux de transit : nous l'avons vu pour la résurgence de la perte du Verdus (fig. 17).

*

Omniprésente dans le temps, la notion de gradient carbonique n'apparaît pas moins susceptible de généralisation dans l'espace : à l'intérieur même en particulier du gradient principal d'un cours d'eau coexistent d'innombrables gradients secondaires, et c'est ce dernier point qui pour nous s'est révélé le plus fécond quant aux conséquences pour les Planaires. Son illustration figurera la meilleure des conclusions pour notre étude hydro-pédologique, en même temps qu'elle introduira le prochain chapitre consacré à l'écologie.

Nous n'avons mentionné pour la Buèges qu'un seul affluent en 7 km : le ruisseau de St Jean. Aussi rares les affluents du Lez ou de l'Hérault, au sens où l'entend le géographe : le Lirou pour le premier de ces fleuves, le Verdus pour le second, soit un seul là encore en une dizaine de kilomètres. Pour chacun d'eux le confluent donne lieu à lutte d'influence : en un espace circonscrit et en certaines saisons plus qu'en d'autres David peut, nous l'avons vu, l'emporter sur Goliath.

Du ruisseau de St Jean long de plusieurs hectomètres, on passe facilement par analogie à une petite source laquelle, moins d'un décamètre après son émergence sur la rive droite du Lez, vient s'y jeter peu en aval du barrage qui ceint l'exurgence de ce fleuve (source du Peuplier - fig. 17). Résurgence de Cent Fons ou source du Buis,

toutes deux riveraines de l'Hérault : le parcours n'est plus ici que de quelques mètres. Source Bugadière sur l'Hérault encore : elle se trouve maintenant immergée la plus grande partie de l'année, décelable par son courant ou son acidité et sa température différente, manifeste seulement quinze jours par an. Dans cette série continue, les gradients carboniques affluents du cours d'eau principal s'amenuisent toujours davantage, en débit et en longueur, sans que se modifient pour autant les règles générales précédemment établies à propos des confluences.

Mais on peut aller plus loin encore dans la petitesse et la discrétion ; c'est ici que notre insistance à évoquer plus haut la valeur de "signe", soit de $/CO_2/$ ou du pH, soit des dépôts pédologiques, va trouver sa justification. Avec la station VI déjà citée de la Buèges, aucune manifestation évidente d'une quelconque source, un simple "signe" sur les courbes estivales, du pH en particulier.^{*} Et l'on peut même envisager des cas limites où le prélèvement effectué dans la rivière va rester muet, parce que "l'affluent" se réduit à un suintement imperceptible au niveau du fond, balayé sitôt que né. Les deux observations qui suivent veulent illustrer ces cas, la notion de MICRO-GRADIENT carbonique, et par là ouvrir la porte à une généralisation dans l'espace.

Au fur et à mesure en effet que notre investigation atteint des affluents d'importance toujours moindre, leur nombre cela va de soi se multiplie : pour un cours d'eau mentionné par le géographe combien de sources riveraines oubliées, et pour chacune d'entre elles encore combien de dizaines de suintements méconnus ?

* Annexe XII (et f. X) : le micro G. C. de la station VI de la Buèges.

Ainsi les gradients étudiés jusqu'ici ne représentaient dans les diverses rivières que le G. C. principal, lequel entouré comme tout monarque verrait s'empresser une constellation de G. C. secondaires, chacun avec son importance singulière, et son évolution non forcément parallèle.

*

- 1/ Suintement riverain à la station IV de la Buèges,
décelé par l'analyse hydrochimique de l'eau hyporrhéique.

A 1 300 m de la source, un coude de la Buèges vient par la rive droite de cette rivière "bousculer" littéralement la route contre la montagne : c'est la station IV de notre nomenclature (Annexe XI).

A ce niveau l'on trouve un haut-fond de galets et graviers colmaté peu ou prou d'argiles liasiques ; à cette sorte de seuil franchi par une eau toujours vive et dont la profondeur moyenne atteint 0,25 m pour 2 à 3 m de largeur, succède une dénivellation de 0,30 m. Plus en aval comme en amont s'étendent quelques hectomètres d'un cours plus large et profond, plus tranquille aussi que ce court rapide.

La rive droite de ce seuil, assez abrupte, se situe en contre-bas de la route au pied de l'ubac d'une montagne (fig. 18) : talus assez riche en argile et humus, couvert avec une densité particulière d'arbres, arbustes et surtout, au voisinage de l'eau, d'un épais tapis d'Hépatiques (Jungermanniales), mousses, etc... Cette végétation abondante semble témoigner en faveur d'une humidité habituelle, remarquable en cette région aride ; humidité non point per ascensum, d'imbihibition, comme le pourrait laisser croire une inspection

trop hâtive - on ne voit rien de comparable sur la rive opposée - mais plus vraisemblablement descendante : de déclivité.

Viennent à l'appui de cette façon de voir, d'une part un petit thalweg mentionné sur la carte et souligné sur le terrain par une conduite de déversement (toujours asséchée) aménagée sous la route par les Ponts et Chaussées à l'aplomb de la station, et d'autre part une faille parallèle à la rivière qui croise perpendiculairement ce thalweg juste en amont de la route, juxtaposant "au toit" des calcaires dolomitiques fragmentés, fissurés : perméables, et "au mur" des calcaires et marnes bien plus compacts et riches en argile : peu perméables. Le total de ce thalweg, débouché d'un bassin versant, et du sol argileux de pied-mont où il aboutit, rassemble à la station IV suffisamment d'éléments pour y justifier une convergence habituelle d'eaux météoriques et d'infiltration, en même temps qu'une certaine accumulation résiduelle en des terrains hydrophiles. Au surplomb sur la rivière de faire le reste, c'est-à-dire la "perspiration" de la rive.

L'heure n'est pas encore maintenant de parler longuement de la biocoenose ; elle fut cependant le "signe" déterminant dans la poursuite de notre enquête à la station IV. Petite colonie de deux des espèces de Planaires, localisée sur la rive droite à l'exclusion ou presque de l'amont ou de l'aval immédiats, du milieu du lit, de la rive opposée... Et surtout fond de l'eau d'une belle coloration verte au niveau du seuil, par l'encroûtement d'abondantes Cyanophycées et Chlorophycées.

L'intensité de ce "test" coloré par rapport aux zones tranquilles voisines, sus- et sous-jacentes, prêchait en faveur du

rôle du facteur courant dans sa genèse^{*} ; mais relativement au lointain aval sans rien de tel en telle circonstance, ou aux basses eaux de l'étiage pour lesquelles le courant peut persister sans la coloration, il suggérerait aussi l'intervention du gradient carbonique au moins autant que de la température. L'évolution saisonnière d'ailleurs vint appuyer l'hypothèse hydrochimique : en avril 1961, le débit très exceptionnellement bas pour la saison après plus d'un mois de sécheresse (F. VI) s'accompagnait, avec un courant persistant et sans aucun excès thermique, d'un appauvrissement marqué en CO_2 et Fe^{++} (cf. fig. 12-a : les courbes 12-01 et 03), contemporain pour l'encroûtement algal d'un jaunissement constitué en moins d'un mois.

Fait remarquable : cette involution frappait davantage l'hémisphère supérieur des galets, laissant subsister surtout sur ceux du voisinage de la rive droite une sorte de "ceinture verte" sous-équatoriale (fig. 19-5).

De là à penser, pour expliquer cette "ceinture verte" (ainsi que la présence des Planaires circonscrite à la rive droite), que cette rive laissait sans doute suinter à l'interface sol-rivière une eau hypogée efficace et bénéfique au contraire de l'eau courante appauvrie, il n'y avait qu'un pas ; le courant de la Buèges et la discrétion du suintement hypothétique pouvaient donner raison du "silence" des analyses hydrochimiques de l'eau épigée, et du "verbe" paradoxal d'une biocoenose benthique.

* goulot d'étranglement vertical. cf. : 1-3-3 et fig. 8.

Nous avons donc mis au point une nouvelle technique, probatoire, de prélèvement de l'eau au-dessous de la zone balayée par le courant (une poire en caoutchouc surmontée d'une canule en os l'aspire dans les graviers très perméables à 5 cm environ au-dessous de l'interface). Schéma et tableau de la figure 18 donnent les coordonnées et résultats de ces prélèvements, effectués d'abord en une période de basses eaux, puis quelques jours plus tard après une période de pluies importantes (F. VI).

Résultats du 28.04.61 : l'eau épigée, très dépourvue pour la saison en CO_2 (et fer), ne témoigne d'aucune différence entre la rive (A) et le milieu du lit (C) ; l'eau hyporrhéique au contraire, prélevée dans le gravier grossier très propre qui la protège du courant comme les arbres d'une forêt abritent du vent le promeneur, montre une richesse croissante en CO_2 , depuis le milieu de la rivière jusqu'à la rive, cependant que le courant s'amenuise, que parallèlement le peuplement de Planaires s'étoffe et que les galets à ceinture verte se colorent plus intensément.

Cette eau hyporrhéique nous paraît "significative" d'un flux hypogée microdiffusé de la profondeur (problème de confluence à une inconnue) ; elle ne saurait provenir de la nappe phréatique : le seuil surélevé et la très faible profondeur semblent l'exclure, encore moins de fermentations locales : le gravier est à peu près propre de débris organiques et d'humus, la température voisine de 13° , et l'eau renouvelée incessamment par le courant même contre la rive. Reste le suintement de déclivité du talus qui, vu la situation décrite, serait l'hypothèse la plus vraisemblable.

La profondeur du prélèvement (- 5 cm) possède sans aucun doute un caractère des plus arbitraires, et sans doute encore l'analyse de ce prélèvement, mélange évident des eaux épigée et interstitielle du sol, n'a-t-elle de valeur que par comparaison ; grâce à elle cependant un microgradient carbonique a été mis en évidence, aussi bien que peut-être un facteur écologique influent pour une microflore épilithique et une microfaune benthique, biocoenose frontalière par définition même de deux sphères d'influence hydrologique différentes. A défaut d'en donner une exacte appréciation, l'analyse de l'eau hyporrhéique permet toutefois de pressentir quelles conditions hydrochimiques d'existence coïncident à telle situation frontalière.

Evolution : Analyse du 3.05.61 : quelques orages (F. VI), une petite crue consécutive, permettent de vérifier une loi énoncée plus haut : à l'enrichissement carbonique apparent de la station que la crue provoque (eau épigée) correspond en réalité un appauvrissement probable au niveau de l'interface. Plus le courant épigée est intense (de A en C, et du 28.04 au 3.05) plus l'influence l'emporte de son hydrochimie, ce dont témoigne de la façon la plus sensible la réduction croissante du décalage de pH. Ce qui a déjà été exprimé sous une autre forme : "le pouvoir central, déchaîné, impose plus lourdement son joug aux communautés locales".

*

- 2/ Suintement riverain à la station IX du Lez,
décelé par l'observation pédologique.

Dans cette station éloignée de la source (km : 7) le qualificatif d'eaux courantes n'est plus guère applicable que quelques jours par an : tout mouvement perceptible en hiver disparaît en été.

Dix mètres de large ou davantage, plusieurs mètres de profondeur, une eau vert sombre encombrée d'herbes aquatiques entre deux rives abruptes en surplomb de 3 à 5 m : telle apparaît la physionomie générale des lieux. Notre station proprement dite consistait en quelques mètres de la rive droite facilement accessibles, adossés sur son côté amont au pied de l'arche du pont de Montferrier.

Du point de vue hydrochimique nous sommes au début de la zone III, d'incrustation calcaire permanente (f. 14) : fond de l'eau argileux compact, les grosses pierres immergées de la station sont très encrassées de tuf et de limon. Plusieurs de ces dernières cependant, déplacées de leur alvéole et retournées, présentent à la face inférieure un aspect très caractéristique, "en cocarde" (fig. 19-6) : au centre une tache noire en figure "l'oeil" qu'une auréole de couleur rouille entoure, à la périphérie la teinte beige du tuf débordant à l'hémisphère supérieur englué d'argile et verdi d'algues filamenteuses.

Que conclure de tel aspect ? Il semble bien correspondre à un dépôt "en trois temps" - véritable G. C. en miniature - de sulfure de fer noir, d'hydroxyde du même métal, de calcaire enfin et de limon. Or, si le troisième de ces dépôts n'a pour nous rien d'inso-
lite en cette zone III du cours du Lez, les deux premiers par contre apparaissent pour le moins "déplacés" : le fer ne saurait en effet provenir en aucun cas de la rivière où les conditions chimiques régnantes lui interdisent pratiquement d'exister à l'état ferreux dissous ; il a d'ailleurs été trouvé pétrifié déjà très loin en amont à la station IV ($x = 2\ 200$ m, soit 4 km plus haut)^{*}, et son origine dans le cas présent doit par conséquent se chercher in situ.

* cf. 2.5.1

Le talus riverain élevé et abrupt, d'inclinaison supérieure à 50°, reste toujours protégé du soleil par l'arche du pont et son orientation à l'Est ; de nombreuses prêles le tapissent. Constitué de limons compacts assez calcifiés (structure grumeleuse), il se situe au point déclive d'une vaste étendue cultivée. La disposition générale pourrait donc se ramener à une énorme "lentille" argileuse capable d'emmagasiner en abondance toutes eaux météoriques et de ruissellement, lesquelles se trouvent mises en charge par la profonde tranchée du Lez, d'où une lente effusion qui suintera à la base de celle-ci. Lorsque ces eaux de drainage, asphyxiques dans un tel sol, se font jour en été sous une roche calcaire basique et par surcroît plus chaude, un dépôt de sulfure s'ensuit à cause du faible potentiel redox^{*} ; le premier mélange avec l'eau du Lez, de pH élevé et plus riche en O₂, parachève ensuite la précipitation mais à l'état d'hydroxyde ferrique. Ainsi quelques centimètres ont-ils suffi pour conduire à son terme le micro G. C. affluent.

Mais une lamelle d'eau à l'interface, épaisse de quelques millimètres, suffit aussi à définir une "hydrosphère" ambiante particulière pour la biocoenose benthique : de fait, la microflore algale épilithique apparaît plus verdissante qu'alentour, et les Planaires abondent relativement, Dugesia subtentaculata et D. tigrina...

*

Pour conclure après ces observations, deux ordres de perspective nous semblent se dessiner :

* cf. champs de précipitation : Annexe X, et fig. VIII.

- 1°) Dans le domaine de l'hydrologie tout d'abord, valeur très générale "dans l'espace" de la notion de G. C. : nous avons eu la révélation ici par des signes hydrochimiques discrets, là par un dépôt de fer minime, de l'existence d'un microaffluent ; de telles observations peuvent évidemment dans le cours d'une rivière se multiplier à l'infini. La fréquence nous en est apparue telle à l'usage que nous ne pouvions nous satisfaire de considérer dans une quelconque station le G. C. axial ou principal de la rivière, développé d'amont en aval ; notre recherche systématique s'appliquait encore à tout signe d'un éventuel G. C. secondaire, soit riverain : perpendiculaire au premier et témoin d'un affluent latéral, ruisseau, source ou bien plus souvent simples suintements, soit encore hyporrhéique : vertical et perpendiculaire aux deux autres, engendré par une exsurgence du sous-écoulement qui double en profondeur comme l'on sait tout écoulement épigée - un chapitre suivant^{*} en fournira un exemple - Si les G. C. affluents étaient l'exception qui par leur importance pouvaient perturber gravement le G. C. principal, de tels microgradients anonymes ne se pouvaient compter, innombrables dans le champ clos d'une rivière, parfois à plusieurs dans la même station, qui s'affrontaient avec des fortunes diverses selon le lieu ou la saison pour le bonheur ou le malheur des êtres vivants d'un microbiotope.

- 2°) Et ceci nous introduit à la seconde perspective, anticipation sur le prochain chapitre : les deux observations citées évoquaient une coïncidence troublante entre l'hydrochimie et l'hydrobiologie, suggéraient une corrélation possible. Les algues épilithiques, la présence de colonies de Planaires étaient-elles seulement signes de la présence d'un G. C., ou effet écologique ?

* DUBOIS (1964) p. 5, et 2.7.3. : Station IV de l'Hérault.

L'étude qui va suivre, si elle ne peut encore le résoudre avec une certitude absolue, posera du moins de façon concrète ce problème des rapports entre gradient carbonique et écologie.

*

* *

CHAPITRE SIXIEME : GRADIENTS CARBONIQUES ET ECOLOGIE

- observations dans les conditions naturelles.

- Après l'analyse successive de chacun des principaux facteurs écologiques avérés et pressentis, l'heure est à la synthèse : à leur confrontation conjointe avec la biocoenose.

- Raison d'être de l'OBSERVATION écologique, et ses limites, lesquelles annoncent déjà la nécessité d'une EXPERIMENTATION complémentaire.

- 1°) Gradient Carbonique et Flore aquatique.

Ici, le principe d'une relation est acquis ; nous ne retiendrons cependant d'une foule de "visages" possibles que 3 aspects pratiques, susceptibles d'intéresser notre problème : soit qu'ils signalent une affluence hypogée inapparente, soit encore qu'ils puissent conditionner de quelque façon l'alimentation des Planaires...

- ... une eau de source à sa naissance favorise chez divers végétaux supérieurs le développement de racines "flottantes" caractéristiques.

- ... Mousses et Hépatiques aquatiques admettent dans une eau de source une position totalement immergée, mais se raréfient vers l'aval ou perdent en vitalité.

- ... une microflore encroûtante épilithique prolifère en amont et y colore les roches ; elle ne survit pas au-delà.

Valeur symptomatique essentielle à nos yeux de cette microflore épilithique.

- 2°) Gradients Carboniques et Planaires :

- a) Gradients principaux dans 3 rivières :

- la mise en parallèle pour différents cours d'eau de leurs G. C. et populations sera décevante : on observera sans doute certaines COINCIDENCES, mais les autres conditions écologiques superposées, de température en particulier dont on a vu l'importance, interdisent toute conclusion autre que l'obligation préalable d'abstraire du Gradient thermique le G. C. si l'on en veut démasquer (et "démarquer") l'action éventuelle.

- la comparaison amont-aval semble montrer cependant une double différenciation : à la fois qualitative (faunistique), imputable aux conditions de température, et quantitative (biologique) ; ... dont on déduira la possibilité d'une intervention distincte de celle du climat. A supposer le problème résolu d'une telle dualité d'intervention, on vérifie que les faits observés dans la nature s'ils ne confirment rien ne contredisent pas non plus cette hypothèse.

Bref : l'inconcevable auparavant (d'une influence spécifique du G. C.) entre dans l'ordre du possible.

- b) Gradients latéraux en aval d'un fleuve :

- Homologie de la variation "sources riveraines-aval d'un fleuve" avec les G. C. décrits depuis l'origine des cours d'eau. Qui nous introduit à l'étude des micro G. C.

- La différenciation amont-aval (... de l'eau, ... des Planaires) s'affirme simplement plus contrastée dans ce cas, sans transition parce qu'en raccourci, donc mieux expressive.

- Trois observations renforceront notre hypothèse d'une influence des sources qui ne relève pas de leurs conditions thermiques - ... Où l'on pressent pour les Planaires : eubiose..., tropisme..., protection... en amont.

A la prochaine étape reviendra de nous faire passer du vraisemblable au probable.

Nous avons fait état dans l'introduction de ce travail d'une visite à la source du "Bout du Monde" origine du Verdus et d'une révélation, celle de la VARIATION progressive et rapide (en quelques centaines de mètres), accessible à l'esprit le moins averti, de la biocoenose animale et végétale au long de ce ruisseau : polychromie vite estompée des Algues encroûtantes... succession de genres divers : Phormidium, Hildenbrandtia, Nostoc... Mousses florissantes ici et là rabougries... Gammares et Théodoxies qui bientôt s'évanouissent comme par enchantement, un foyer de Planaires gonocéphales aussi vite disparu qu'il avait été prompt à naître... etc...

Historiquement, un tel constat fut l'occasion pour les premiers observateurs d'invoquer la responsabilité primordiale des FACTEURS hydrologiques physiques : de la température, dont les hauts et les bas s'accroissent avec l'éloignement de la source (sténourythermie),... du courant, qui pour épouser la pente générale du lit ne peut que s'atténuer dans l'ensemble... etc...

Les facteurs chimiques furent ensuite soupçonnés : oxygène pH, Fer... mais il semble bien ici que davantage de certitudes ont été acquises à leur sujet qui concernaient la flore plutôt que la faune. Au nombre de ces facteurs, le CO₂ libre resta longtemps négligé en raison probablement de l'absence d'une technique pratique de dosage ; pour avoir surmonté nous-mêmes cet obstacle, nous nous sommes à notre tour posé la question de ce qui, dans la variation constatée de la biocoenose et plus particulièrement des Planaires, saurait être rapporté aux divers changements hydro-pédologiques centrés par la diffusion du CO₂ depuis la source : nous avons nommé là le GRADIENT CARBONIQUE.

*

* "Presque tous les manuels de Biologie modernes négligent de mentionner la pression du CO₂... anomalie... due, en grande partie, au fait qu'il n'existe aucun "pCO₂-mètre", et qu'à moins qu'une variable puisse être facilement mesurée, elle a des chances d'être ignorée"(LOOMIS, 1959, p. 272).

Constater cependant in vivo, comme nous allons le faire dans les deux chapitres à venir, la coïncidence habituelle de certaines données des G. C. et de certaines manifestations éco-biologiques ne suffira point pour établir de façon indéniable la corrélation étiologique (l'ayant cru dans nos débuts, nous faillîmes bien alors partir à l'aventure).

Serait-elle réduite à nos trois ou quatre Planaires en effet, la réalité de leur vie dans un cours d'eau se révèle complexe à l'observateur, susceptible d'être décomposée en de nombreuses manifestations (plus) élémentaires : distribution des espèces et races, modes sexué ou asexué de reproduction, densité et continuité du peuplement, aptitude à survivre, excitabilité et activité motrice, périodicité dans l'évolution, etc.

... et non moins nombreuses (et distinctes) les causes susceptibles de conditionner chacune d'elles, causes élémentaires que l'écologiste discerne dans ce que l'on est convenu d'appeler le Milieu, indépendantes ou dépendantes les unes des autres : température, courant, oxygène dissous, potentiel redox, avec bien entendu notre gradient carbonique (lui-même complexe par ses multiples substances associées) qui n'apparaît de la sorte que comme participant dans un concert, etc...

Dans les cas les plus simples - s'il en existe - tel phénomène élémentaire ou telle évolution pourront être rapportés à un facteur unique, mais la plupart du temps c'est à deux d'entre eux ou davantage, interrégissant parfois, que correspondra un même point d'application biocoenotique..., nous n'avons pas dit pour autant des effets identiques : notions de hiérarchie dans l'incidence, de "préséance" et autres "droits de veto". Bref une quelconque manifestation au niveau de la biocoenose subit dans la règle trop d'influences conjointes ; comment y reconnaître alors, et définir, l'action singulière du G. C. ?

Ainsi le problème se présente à nous comme ardu d'emblée, que l'OBSERVATION ECOLOGIQUE semble impuissante à résoudre seule puisqu'aussi bien elle ne saura que confronter une série "d'effets possibles" avec une série de "causes possibles" (la biocoenose, et l'ensemble des facteurs éventuels dont le G. C.). Certes, en multipliant les observations, en les variant et juxtaposant, on parviendra à disposer de "plusieurs équations à plusieurs inconnues", donc d'une espérance théorique de solution, mais les risques d'erreur eux aussi se trouvent alors multipliés.

*

Marquer ici les faiblesses de la méthode n'était point pour la renier mais pour exprimer simplement la nécessité impérative où nous serons de la compléter tout à l'heure par l'EXPERIMENTATION.

Car cette OBSERVATION vient maintenant à son heure et place pour aider à résoudre notre problème. La première partie de ce travail a en effet recensé pour les Planaires les principaux facteurs écologiques (autres que le G. C.), et tenté de cerner par une compilation des auteurs complétée d'observations ou expérimentations personnelles les limites de leurs influences respectives. L'actuelle seconde partie achève précisément de définir, "in vitro et in vivo", le G. C. sous ses divers aspects. Ainsi sommes-nous fondé à considérer comme achevée la phase proprement analytique de notre démarche de chercheur : l'inventaire des causes possibles.

Une autre phase est désormais ouverte, synthétique : de confrontation du G. C., avec la biocoenose et avec les autres facteurs ; quoi de plus logique que d'observer d'abord telle conjoncture dans les conditions naturelles, or c'est bien là l'objet des deux présents chapitres.

Et peut-être avons-nous forcé plus haut notre pensée, disant ne pouvoir attendre de cette observation aucune certitude sur la réalité et la nature d'une influence du G. C. sur les Planaires ; tout de même se dégageront et la conviction qu'une influence de cette sorte n'a rien d'invraisemblable, au contraire - un faisceau de doute converge parfois en une forte présomption - et des indications aussi, des hypothèses de travail, qui écarteront tout soupçon d'arbitraire dans le choix de nos expériences à venir.

Car là même se situera évidemment la confrontation ultime : l'observation débouche sur la dernière partie, expérimentale, de notre étude, qui seule saura confirmer ou infirmer les impressions du naturaliste, et certifier (provisoirement) les probabilités.

*

Telle nous apparaît donc la place dans notre exposé de l'observation écologique, et dans cet esprit nous l'abordons. Devant l'abondante récolte que nous allons accumuler de faits relevés dans les conditions naturelles et retenus entre beaucoup pour nous sembler plus significatifs, que le lecteur veuille bien admettre l'attente, de piétiner en patience à un stade/^{de}supputations qu'il serait imprudent de vouloir outrepasser, présomptueux certainement et prématuré. Cette moisson de faits deviendra comestible à son heure, s'éclairera plus tard à la lumière des résultats expérimentaux, dont elle exprime déjà "in vivo" et de façon anticipée les conclusions, après en avoir été les prémices.

I - GRADIENT CARBONIQUE ET FLORE AQUATIQUE

Un développement consacré à cette relation a sa place dans le cadre de ce travail.

Tout d'abord, dans son principe, l'influence du G. C. se trouve ici plus qu'établie^{*}, ce que l'on est bien loin de pouvoir affirmer pour la faune en général. Ainsi, des végétaux immergés ne sauraient se comporter autrement que les végétaux aériens dont l'activité chlorophyllienne sous certaines conditions de température et d'éclairement dépend de la $p\text{CO}_2$; quand ce ne serait que pour cette seule raison une eau de source devrait par sa richesse favoriser davantage leur croissance qu'une eau d'aval. Mais intervention du G. C. aussi par la forme sous laquelle il propose son CO_2 : une certaine flore aquatique pourvue d'une carbonic-anhydrase a capacité pour assimiler le CO_2 des bicarbonates, une autre non, ce qui lui interdit au moins relativement les eaux d'aval. Rôle encore du fer et autres oligo éléments métalliques liés au G. C. : par les variations considérables de leurs taux circulants ils s'avèrent influents dans l'espace et dans le temps sur la distribution des espèces non enracinées, et par là soumises de façon étroite pour leur nutrition minérale au milieu aquatique ambiant.^{**}

* cf. HOPKINS-WANN (1926), KOBLENC-MISHKE (1955), KOK (1949), KUFFERATH (1929), RUTTNER (1947-48), SYMOENS (1957), USPENSKI (1927)... etc...

** sans doute faut-il distinguer entre une flore aquatique stricte : dépourvue d'organes aériens et radiculaires, et ainsi asservie sans restriction au milieu liquide (algues, bryophytes immergés...), et une autre flore, amphibie : "dont le pied s'enracine et le front touche aux cieux"... , moins dépendante par conséquent de l'eau, et pour nous de moindre intérêt.

Enfin dans la zone illuviale, l'encrassage argilo-calcaire ne saurait être indifférent : nuisible mécaniquement sinon par la modification chimique apportée au substrat (flores calciphile et calcifuge ?)* ... etc...

Mais si cette influence "de principe" est à ce point acquise, du G. C. sur la flore aquatique (sur sa distribution, son développement, sa reproduction...), mille expressions diverses en doivent résulter ; il nous faudra donc nous limiter à celles susceptibles de quelque intérêt dans la perspective écologique qui est la nôtre.

Dans deux cas déjà tel intérêt a été pressenti : plusieurs observations ont suggéré la valeur symptomatique de la flore pour dénoncer l'existence d'une affluence hypogée méconnue ; d'autre part cette même flore constitue à coup sûr pour la faune aquatique en général un apport nutritif fondamental dont les variations, quantitatives ou qualitatives, pourraient retentir de quelque façon, directe ou indirecte, sur les Planaires : valeur proprement écologique.

Ces deux aspects utilitaires éventuels de la relation G. C. - flore aquatique nous ont ainsi conduit à retenir de l'ensemble de nos observations trois catégories de manifestations, pour lesquelles la responsabilité au moins partielle du G. C. semble peu contestable** :

- les racines "flottantes" de végétaux supérieurs ;
- le développement en position submergée de mousses et hépatiques ;

* cf. note au bilan de 3.4.2.

** cf. démonstration expérimentale in 3.4.2.

- la distribution d'une certaine microflore épilithique encroûtante.

- 1^o) Racines FLOTTANTES chez les végétaux supérieurs

Remontant la rive droite de l'Hérault dans notre quête de la source Bugadière^{*}, nous sommes tombé sur une très banale touffe de saule dont les branches les plus basses égratignaient la surface du fleuve. Nous avons alors été frappé par l'importance du "marcottage" de ces derniers rameaux dans l'eau, à distance de toute terre, nous voulons dire par l'existence d'un chevelu radiculaire adventice exubérant qui flottait dans le courant : long de 30 à 60 cm, fait de racines rectilignes de fort diamètre (1 à 2 mm) et d'une couleur rouge très caractéristique... Or la source jaillissait justement à 1 mètre en amont, qui mêlée au fleuve venait irriguer ces racines...

A Cent Fons^{**}, les exurgences riveraines situées le plus en aval débouchent dans un cours élargi, et de faible profondeur à leur niveau sur sa rive mitoyenne ; le fond de roche compacte émerge çà et là et l'on peut remarquer en particulier une sorte d'archipel, délimitant comme une "mer intérieure", à la façon des îles Nippones qui isolent la Mer de Chine de l'océan Pacifique. "Cent fontaines" confluent et se perdent en ces eaux marginales tandis que le seul courant du fleuve bat les côtes exposées "au grand large". Un saule là encore, mais des plus rabougris : dressé de quelques décimètres, avait pris pied sur l'un de ces îlots rocheux, émergé à l'étiage de 0,10 ou 0,20 m et allongé parallèlement au courant (d'un mètre pour quatre fois

* 2.4.2. (D).

** f. IX.

moins de largeur). Côté "mer intérieure", les rives de l'îlot disparaissaient sous une draperie épaisse de racines flottantes, du type décrit ci-dessus, cependant que les rives contraires baignées par l'eau du seul fleuve montraient un développement dix fois moindre de ces racines ; preuve manifeste par conséquent que la présence de l'eau n'était pas tout, mais aussi que sa qualité intervenait pour provoquer la poussée radiculaire.

A la source du Verdus, même "marcottage aquatique" d'espèces végétales bien connues pour en être capables à l'occasion (ronces, figuier, saule encore...), mais l'eau naissante du sol paraît justement constituer l'une de ces occasions, de choix : aucune commune mesure entre ce que l'on y peut observer et ce que révèle l'aval à moins de 100 m de là.

Sources de la Buèges et du Lez : des herbacées aquatiques fort communes, enracinées dans le fond du lit, couvrent leurs tiges immergées de racines adventives disposées en couronnes étagées^{*} ... Peu après la source du Lez, dans le courant, les racines de platanes riverains s'entrelacent sur le fond et grouillent comme anguilles à l'égal d'un poissonnier... Ailleurs des racines affleurent des rives en même temps qu'un suintement hypogée^{**}, et acquièrent dans le milieu aquatique le même type "flottant" : rectiligne, rouge et de plus grand diamètre, etc...

* "berle" : *Sium angustifolium*.

** Hérault IV in 2.7.3.

En bref, tout se passe comme si de nombreux végétaux supérieurs "reconnaissaient" dans une eau de source, avant son aération, ces mêmes eaux interstitielles du sol qui baignent normalement leurs griffes radiculaires... et de marcotter intensément, d'y étendre leur appareil absorbant, d'émettre racines adventives... etc...

La chose certes n'est pas impossible à observer dans une eau d'aval, mais combien faiblement. Le courant non plus n'est pas indifférent qui agissant comme paramètre semble démultiplier l'effet d'une eau de source, etc... Une étude plus approfondie resterait à faire de ces phénomènes, espèce par espèce et substance par substance, pour discriminer mieux la part de responsabilité du G. C., et qui l'assume des diverses catégories chimiques concernées... Nous n'irons pas aussi loin ; la valeur pragmatique de ce signe nous suffit, qui nous a rarement trompé dans sa dénonciation d'une eau hypogée affluente.

- 2^e) Bryophytes SUBMERGES

Plusieurs espèces de MOUSSES se succèdent au long du Verdu dont la détermination échappe à notre compétence aussi bien qu'à notre propos. D'une vision d'ensemble dégageons quelques impressions générales : le goût par exemple de ces mousses pour le courant^{*}, favorable aux échanges (abondance au niveau des "goulots d'étranglement" : détroit, seuil), et surtout leur tendance en s'éloignant de la source à abandonner le fond, à devenir de plus en plus "amphibies" : frontalières de l'eau et de l'air, ainsi que moins luxuriantes ; l'amont semble posséder le quasi monopole des touffes totalement immergées,

* fig. 18.

agrippées sur le fond même du ruisseau qui sera déserté bientôt, au profit des rives et des roches à demi-découvertes.

Tout se passe donc comme si les seules eaux d'amont apportaient à suffisance et en toute saison la "nourriture carbonique" indispensable à la synthèse chlorophyllienne, au lieu que l'aval autorise (s'il n'enjoint pas ?) de jouer sur les deux tableaux à la fois pour la satisfaction de ces besoins : sur l'eau abondante et assez riche en hiver, aussi bien que sur l'air en été. Si telle interprétation admet la controverse, du moins n'apparaît-elle pas invraisemblable ; l'examen de ces mousses au microscope stéréoscopique qui les révèle tôt vers l'amont saupoudrées de microcristaux de calcite, en quantité croissante au décours de l'eau, rappelle en effet leur consommation élevée en CO_2 : consommation qui "avant l'heure" a rendu l'eau incrustante au contact des parenchymes assimilateurs.

Bref, par l'intensité de leur développement, dégressive d'amont en aval, par leur situation submergée éphémère qui devra devenir bientôt amphibie, par leur degré enfin de saupoudrage calcaire, appréciable de façon précoce et suffisante par le seul palper sans l'aide nécessaire de l'optique, les mousses constituent d'excellents "indicateurs" dans toute enquête sur le G. C.

*

Et les HEPATIQUES tiennent pareil langage. A un mètre de sa source par exemple, mais non plus au-delà, le Verdus^{*} en héberge une espèce immergée dans sa totalité^{**} : longs thalles dichotomiques

* de même la Foux de la Vis.

** Aneura pinguis (L.) Dum - cf. expérimentation 01.06.63 in 3.4.2. et fig. 29.

buissonnants, groupés en faisceau. L'encroûtement riverain de Marchantia polymorpha paraît dans certains cas continuer la touffe aquatique, de sorte que l'on pourrait croire en première apparence à un écotype particulier de cette seconde espèce ; ce problème de toutes façons n'est pas le nôtre, il nous intéresse bien davantage de constater l'absence radicale en aval de toute espèce d'Hépatique à thalle développée au sein des eaux.

Dans le gouffre du Lez, les sources du Buis, de la Buèges et autres émergences, on peut également remarquer en abondance un autre type d'Hépatique, feuillu : Jungermanniales, submergées là encore et de faible extension vers l'aval. S'il s'en trouve quelque'une au-delà sur des rives abruptes immergées, on trouvera aussi dans tous les cas les conditions et les signes d'un suintement riverain.

- 3^e) Microflore épilithique ENCROUTANTE

Mosaïque polychrome et rutilante des fonds du Verdus, à sa source, et désert minéral en aval : nous avons déjà relevé ce contraste ; ici comme déjà la vue d'ensemble doit primer sur l'étude de détail. Dans l'Hérault ou le Lez, ce tableau s'enrichit sans doute de demi-teintes : des algues filamenteuses (de plus large surface assimilatrice) peuvent s'interposer, hors courant et en été, entre l'encroûtement végétal d'amont et l'enduit argilo-calcaire d'aval ; mais les petits cailloux intensément colorés et lumineux, émules en cela de ceux du Petit Poucet, demeurent parmi les meilleurs guides pour conduire à "l'émergence nourricière". Neuf fois sur dix, c'est telle modification dans l'aspect du fond du cours d'eau, de sa teinte et de son éclat, qui au départ nous a orienté vers l'hypothèse puis l'invention d'une eau naissante.

Dénombrer les genres et les espèces relèverait du spécialiste et ne servirait qu'à embrouiller notre problème. Quelques sondages nous ont paru montrer la prédominance des algues bleues dans cette microflore épilithique encroûtante, sans exclure la présence de Chloro- et Rhodophycées* ... Phormidium sp., Bacillariophycée filamenteuse, ne s'écarte pas de plus de deux mètres de la source du Verdus** ; une Rhodophycée encroûtante, Hildenbrandtia sp. colonise la moitié amont de ce ruisseau, remplacée plus bas par des Nostocacées ; Batrachospermum sp. s'observe aux sources de Montpeyroux et du Cabrier, dans le cours supérieur du Lez (encore que ce genre ne nous ait pas semblé être des témoins les plus fidèles)...etc.

Nombreux facteurs probables à l'origine de cette distribution dégressive : la température (disparition aux premières crues d'Automne des algues filamenteuses), et le courant (disposition "frontale" des algues bleues et rouges sur les pierres : fig. 19). Mais aussi la nature du substrat : Phormidium aime en même temps que le courant un substrat organique, rameau ou tige de jonc, abhorre en tout cas une roche calcaire ; Hildenbrandtia à la source du Verdus choisit sur le fond du ruisseau les calcaires Bajociens plus gréseux et riches en fer de préférence aux calcaires Bathoniens dolomitiques et surtout Oxfordiens, préfère encore dans la résurgence du même un délit de marnes qu'elle souligne en rouge brun aux bancs calcaires adjacents qui l'enserrent, cependant qu'à la source du Lez un fragment de tuile romane (en terre cuite) en est maculé, mais indemne le calcaire marneux Berriassien juxtaposé, etc...

* Nous remercions ici Monsieur le Professeur MOTTE et ses collaborateurs qui ont bien voulu nous apporter leur aide pour la détermination de ces quelques genres, extrêmement communs dans nos cours d'eaux.

** exp. 09.09.63 in 3.4.2. et fig. 29.

Le gradient carbonique enfin intervient à coup sûr par les mécanismes divers déjà mentionnés : l'appauvrissement hydrochimique en CO_2 libre et fer, la calcification pédologique du substrat et le rôle néfaste joué en zone illuviale par la "pluie de cendres" argilo-calcaire... Au phyto-physiologiste de préciser dans chaque cas la responsabilité de chacun ; à nous suffit pour l'instant que cette microflore épilithique ait fait la preuve de sa valeur pratique de test, comme Signe d'une eau naissante.

Et si elle mérite encore notre intérêt pour être susceptible avant toute autre flore de servir de nourriture à une microfaune dépourvue du moindre appareil masticateur, "ceci est une autre histoire"... qui sera contée tempore suo.^{*}

EN RESUME ...

Une action multiple "de principe" (qui resterait cependant à démontrer expressément ou à préciser dans chaque cas particulier), du gradient carbonique sur la flore aquatique.

Trois aspects de celle-ci ont davantage retenu notre attention, qui dans la règle coïncident selon notre expérience avec les eaux hypogées naissantes, et semblent bien relever au moins en partie de cette influence du G. C. : 1) les racines flottantes développées de façon intense et caractéristique chez certains Phanérogames, 2) la situation submergée permanente et l'aspect florissant de divers Bryophytes, 3) l'abondance enfin remarquable et la grande variété de la microflore épilithique encroûtante.

* 3.4.2.

Sans doute pour chaque région climatique et chaque type de terrain, l'observateur pourrait-il encore compléter à son gré ces données "trop" générales par l'identification de quelques espèces-tests de même signification. Mais justement parce qu'elles seraient liées à telles conditions spécifiques, thermique ou pédologique, aussi bien qu'à l'hydrochimie particulière des sources, ces espèces perdraient en universalité ; raison pour laquelle nous avons tourné le dos de façon délibérée au piège des déterminations exactes^{*}, des tentatives de regroupement synécologique.

* Tel refus apparaîtra insolite, voire hautement criticable. Considérons pourtant l'espèce Homo sapiens par exemple : ses races (blanches) Nordique et Est-Européenne se distinguent par leur moindre pigmentation de deux autres à vocation plus méridionale : les races Méditerranéenne et Sud-Orientale. Le caractère génétique incontestable de ces différences, inhérent à la notion même de race, ne risque-t-il pas cependant de masquer ipso-facto ou de minimiser un autre aspect des choses non moins digne d'intérêt : le relatif parallélisme constaté d'ordinaire entre pigmentation et insolation, celle-ci en rapport inverse avec la latitude ? Parallélisme trop systématique pour être fortuit et qui débordant largement comme l'on sait la grand-race blanche, et l'espèce humaine, voire les Mammifères, suggère une relation de cause à effet.

Bref, une antinomie sous-jacente nous semble opposer toute faunistique, fixiste par essence, à toute écologie, nourrie d'arrière-pensées latentes d'adaptation ou pour le moins d'ajustement. Rattacher tel caractère anatomique (pigmentation) ou physiologique (aptitude à marcotter) à telle espèce déterminée - et nous ne discutons en rien le bien fondé de ce rattachement - c'est déjà méconnaître sinon perdre de vue que ce même caractère pourrait aussi dépendre (dans certains cas) de conditions extérieures non moins déterminées.

Loin de nous l'idée de prendre ici parti pour LAMARCK... contre Port-Royal. Parlons plutôt de parti pris méthodologique : partie nécessaire croyons-nous de l'arsenal de l'écologiste.

Le phénomène "forêt" en tant que tel garde ainsi à nos yeux - en cette discipline qui nous est étrangère - plus d'importance que la "qualité" de l'arbre : densité et luxuriance, vitalité d'ensemble ou manière d'être du peuplement, rendent "collectivement" témoignage de conditions biologiques dans les eaux d'amont plus favorables qu'en aval, du moins pour certains groupes (ou organes) végétaux primitifs.

Mais notre visée se veut utilitaire avant que spéculative : les aspects retenus auront d'abord pour nous valeur de symptômes très sûrs, perceptibles et utilisables dans l'immédiat, pour signaler une émergence ; à charge pour l'analyse hydrochimique d'en donner par la suite confirmation.

*

II - GRADIENTS CARBONIQUES ET PLANAIRES

Comme existe une flore des sources il existe aussi une faune : ainsi Gammares et Mollusques dans nos cours d'eau surabondaient en amont, qui vers l'aval peu ou prou tendaient à disparaître.

En quoi cependant l'évocation de groupes "symbiontes" pourrait-elle servir la cause des Planaires ? Sans doute les mêmes principes influencent-ils - encore qu'à des degrés divers - l'existence des uns et des autres, par exemple la température, et si le problème se pose d'un conditionnement écologique par le G. C., il doit se poser en termes comparables pour Dugesia, Gammarus ou Theodoxus ; toute approche d'une solution pour l'un d'entre eux méritera par

conséquent que l'on s'interroge à propos des autres... MAIS plusieurs obscurités ensemble n'ont jamais fait plus de lumière, et rien ne sert de collationner les questions non pourvues de leur réponse.

Donc nous nous cantonnerons aux seules Planaires. Leur confrontation avec le G. C. aura lieu, pour la clarté de l'exposé, dans trois situations successives différentes dont la dernière, et la moins spectaculaire : celle des microbiotopes, pourrait bien en fin de compte s'avérer la plus féconde par les perspectives offertes.

- 1^o) Gradients principaux dans 3 rivières.

Déjà nous avons mis en parallèle avec la distribution des Planaires (espèces et modes de reproduction - fig. 2...), les conditions climatiques au long d'un cours d'eau, notre premier geste fut donc une opération analogue pour les Gradients Carboniques décrits dans nos rivières (fig. X, 13 et 14).

Devait en découler le constat d'un certain nombre de coïncidences entre G. C. et biologie : ainsi, des eaux les plus limpides et riches en CO₂ (et oligo-éléments) avec les espèces sexuées successives P. felina puis D. gonocephala, ... des eaux les plus troubles et pauvres des mêmes substances avec les deux Dugesia asexuées conjointes, subtentaculata et tigrina ; ou bien coïncidence encore avec les premières espèces des sols les plus perméables et acides (éluviaux ou illuviaux précalcaires), et des sols les plus ennoyés et colmatés,

les plus calcifiés, avec les secondes^{*} ..., etc.

Mais le début de ce travail invitait à une vision plus large... item à la prudence. D'une part en effet nous ne pouvions faire abstraction des autres facteurs écologiques, confirmés (conditions de climat, de courant, d'oxygénation...) non plus que de la flore biocoenotique, ... et d'autre part l'étude de la Température a précisément rappelé toute la distance qui sépare une coïncidence d'une relation de cause à effet^{**} ; Dugesia subtentaculata on s'en souvient, quoique elle corresponde dans son implantation à un climat eurytherme, n'a été trouvée dépendante en réalité que des seuls chiffres estivaux, nécessaires et suffisants à son épanouissement.

* La préférence des Planaires semble assez évidente pour une certaine perméabilité mécanique du substrat : ainsi sont-elles rares sur le calcaire marneux compact à l'extrémité de la passerelle du gouffre du Lez, de même que sur les blocs rocheux du barrage de la Station IV ou les rives argileuses non moins compactes des stations II et III de ce fleuve. Dans les mêmes secteurs cependant elles abondent sur lits de cailloutis et gravier fin. Les interstices servent-ils dans ce dernier cas de refuge lors des crues ou autres circonstances néfastes ? L'aval en tous cas, illuvial, devient progressivement plus avare de telles conditions, aussi bien que de Planaires.

Le mécanisme qui rend faste ces sols perméables apparaît par contre bien plus incertain que le constat : protection mécanique ? milieu hydrologiquement plus favorable (on le sait moins eurytherme et plus proche du type hypogée) ? milieu plus riche en nourriture ? ... Autant de questions sans réponses.

** 1.2.3.

En définitive, cette première confrontation G. C. - Planaires, que résume quant à l'essentiel le tableau 20, pour s'encombrer de trop d'assistances étrangères sinon d'interventions nous laissera à peu près dans l'impasse : riches avec excès d'hypothèses et perspectives, mais tout aussi pauvres que devant en certitudes sur l'action du G. C. Le contexte vient obscurcir l'évènement.

Les conditions climatiques en particulier ne doivent pas peser d'un moindre poids dans ce contexte, nos prolégomènes ayant affirmé l'influence majeure du niveau thermique sur la distribution à grande échelle des Planaires, sur leur sexualisation, leur évolution... Dont il s'ensuit que la corrélation ici indubitable serait fort capable de masquer une quelconque intervention plus timide (De quelle taille celle du G. C. ?).

Bref, seule conclusion possible, plutôt façon de poser le problème à vrai dire : la nécessité absolue, première et préalable, de disjoindre du facteur "arrivé" notre facteur "débutant" présumé s'exercer en son ombre, l'impératif de trouver coûte que coûte la circonstance ou l'occasion en quoi ce dernier pourrait faire ses preuves, "voler de ses propres ailes"...

Et si bien poser un problème le résout déjà plus qu'à moitié : de l'utilité de cette première confrontation...

*

A défaut cependant d'une véritable conclusion le tableau des coïncidences (f. 20) décèle encore l'amorce d'une piste - mieux lisible certes sur le terrain - capable, qui sait, de conduire le chasseur jusqu'à sa proie ; le prix s'en connaîtra plus tard. N'y

observe-t-on pas en effet, à côté des différences qualitatives évidentes (... d'espèces, de modes de reproduction...) notées entre amont et aval pour la flore et pour la faune, une esquisse de DIFFERENCIATION QUANTITATIVE ?

Ainsi l'involution dans le G. C. de la microflore benthique en général ou la raréfaction des racines flottantes ; ainsi pour les Planaires leur moindre stature en aval, miniaturisation anatomique qui s'étend au biologique (génitalité, cocons...) : nous en avons fait mention pour D. lugubris, et aussi bien pour le groupe D. gonocephala-subtentaculata chez qui l'asexualité des secondes se peut considérer d'un autre point de vue que qualitatif, comme le maintien à un stade infantile de maturation de leur ébauche génitale.*

Et l'on remarquera encore (est-ce fortuit vraiment ? ...) que les Planaires au sôma le plus épanoui coexistent avec la microflore la plus fournie et pourvue en oligo-éléments, avec les eaux d'amont les plus riches, au lieu que la faune "étriquée" qui prolifère plus en aval s'accorde au contraire sans grimaces avec un milieu de vie appauvri de multiples façons : appauvrissement chimique par l'aération et la surenchère thermique de l'été, appauvrissement nutritif car la flore subaquatique consommée directement ou non dépend du précédent, appauvrissement physiologique du fait que le courant estival moindre réduit les possibilités d'échanges respiratoires ou nutritifs de la biocoenose (alors même que la température** élevée en accroît les

* cf. les degrés intermédiaires de développement signalés par Vendel (1925).

** on retrouve dans cet appauvrissement l'intervention de la température, mais comme paramètre de réactions chimiques et biochimiques, non comme facteur.

besoins, et que l'offre passe justement par un minimum), appauvrissement écologique enfin par la faute d'un sol colmaté, devenu inutilisable comme habitat-refuge pour une microfaune psammophile sensible à tout excès hydrologique, du débit ou de la température, etc...

Telle "dégradation" de la biologie au long d'un cours d'eau - de l'ordre des faits constatés si tant est que nos sens ne nous aient point abusé - nous semble phénomène princeps car elle témoignerait en aval d'un paradoxe latent, d'un "Royaume divisé contre lui-même". Dans une optique purement "climatique" en effet P. felina aime l'amont pour sa fraîcheur et D. subtentaculata de goût contraire aspire à des eaux plus chaudes ; mais dès l'instant que la seconde de ces Planaires fait figure de parent pauvre auprès de la précédente, on doit nécessairement penser que pour elle le défavorable s'est combiné au favorable, c'est-à-dire qu'un second mécanisme sinon un second facteur est intervenu. Dès lors les manifestations, et leur cause, se pourraient scinder en deux composantes (au moins) tantôt cumulées : en amont, et tantôt opposées : en aval. Et certes la Température n'échappe pas au soupçon d'exercer simultanément des poussées contradictoires*, néanmoins une intervention "autre" que de ce facteur apparaît désormais possible, inconcevable auparavant quand elle ne disposait même pas du moindre champ pour s'exprimer.

Enfin, pour expliciter davantage notre hypothèse, supposons le problème résolu - méthode chère au mathématicien - et démontrée l'existence (pour l'instant à l'état de pressentiment) d'une influence "quantitative" du G. C. sur la Biologie, distincte d'une autre, "qualitative", du niveau thermique sur la faune. La Pratique

* fig. 7 et 1.2.1.

va-t-elle se révéler alors en contradiction avec telle Théorie ? La biocoenose se devant d'exprimer selon elle la résultante des deux conditionnements superposés, résultante fissile car leur autonomie relative n'est pas sans ménager des possibilités de distorsion dans les causes et dans les effets.

Aux Planaires d'amont (implantation déterminée d'abord par le facteur température) nous avons dit la faculté de cumuler en principe les bénéfices d'un climat et d'une hydrochimie, tous deux fastes, tandis que celles d'aval déchirées au contraire par un dilemme crucifiant verraient leurs bénéfices amputés par la défaveur de l'un ou de l'autre. Prenons l'exemple de D. gonocephala dans la Buèges : des exigences thermiques imprescriptibles limitent sauf exception son extension en deçà de la station IV où sévit en permanence un climat trop rigoureux pour elle^{*} ; serait donc aussi limitée ipso facto la quête, s'il en est, par cette espèce d'éventuelles conditions plus favorables liées au G. C. (hydrochimiques, pédologiques, alimentaires ... ?) ; or on constate bien un moindre épanouissement de la Planaire dans cette rivière (fécondité), par comparaison avec la source du Buis capable de concilier les deux faveurs à la fois, de la température et de l'amont du G. C.

Si ces faits ne démontrent pas notre hypothèse "dualiste", du moins ne l'excluent-ils pas : notre ambition ne visait au-delà.

Quant à D. tigrina venue de l'aval et se heurtant dès avant la station VI de la même Buèges à une fraîcheur estivale insupportable (malgré que peut-être pour d'autres conditions sa satisfaction aille croissant !) serait-elle condamnée sans issue, tout autant

* cf. conclusions in 1.2.3.

que sa consœur asexuée, à sacrifier à ses besoins thermiques d'autres besoins, toujours hypothétiques, en relation avec le G. C. ? Situation cornélienne, n'était le palliatif que nous savons maintenant à portée de Planaire, des innombrables micro-gradients carboniques d'un cours d'eau ; or justement l'observation... mais nous anticipons là sur le prochain chapitre, l'observation démontrerait l'existence de ces palliatifs. Autrement dit encore, si rien n'est ici prouvé, rien n'est exclu : l'hypothèse "dualiste" n'a rien d'absurde en regard des faits.

En bref : l'inconcevable auparavant apparaît désormais possible ; et pour l'instant, il nous suffit.

- 2^o) Gradients latéraux en aval d'un fleuve.

Cette seconde confrontation G. C. - Planaires va nous faire quitter des cours d'eaux considérés en totalité depuis leur source (macro-gradient axial ou principal), pour une observation plus fragmentaire ne portant que sur une portion limitée de l'aval d'un fleuve (l'Hérault), avec les sources riveraines qui y confluent et contribuent par là à promouvoir autant de gradients latéraux.

Secondaires certes mais non point encore clandestins, ces gradients carboniques constituent avec évidence une "forme de passage", transition avec les micro G. C. stricto sensu. Leur étude d'autre part ne va pas tant résoudre notre problème que le clarifier davantage, pour le poser en termes plus contrastés, plus faciles ainsi à déchiffrer : le "raccourci" dans l'espace en effet que suppose cette catégorie de G. C. accentue et départage brutalement les physionomies singulières évoquées déjà de l'amont et de l'aval (fig. 20). D'hectométrique l'unité de distance est devenue décimétrique, dont se retrouvent

durcies en des "noirs et blancs crus" les demi-teintes estompées observées jusqu'ici dans les macro-G. C. ; lequel constat vaut pour l'hydrologie comme pour la biologie.

Tel relief méritait par conséquent, nous le croyons, d'être cité en exemple... en détail aussi pour permettre au lecteur d'en juger.

A - Le MILIEU HYDROLOGIQUE :

La zone d'observation figurée sur la carte IX-a jointe en annexe couvre une dizaine de kilomètres du cours de l'Hérault, à 50 km environ de sa source et 25 de toute ville ou affluent importants, susceptibles donc de perturber gravement les caractéristiques physico-chimiques du fleuve. Rapides de forte pente mais sans grande profondeur alternent avec plans d'eau calmes aux traits inverses (retenues des barrages /2/ et /3/ en particulier) ; les uns et les autres encaissés ici au fond de gorges rocheuses, creusées dans les calcaires jurassiques d'une région située en avant-mont des grands Causses. Un réseau de failles traverse celle-ci, rattaché au système des cassures précévennoles ; décrochements et failles expliquent à la fois* certains aspects du tracé du cours, et les sources nombreuses sur les rives (carte hydrogéologique, fig. 3).

Du point de vue hydrologique, le fleuve oscille entre des températures extrêmes de 7°-8° en décembre-janvier, et 25°-27° en juin-juillet (avec des écarts possibles de 1 à 3 degrés d'une station à l'autre), soit une amplitude maxima de la variation annuelle de l'ordre de 20 degrés. La présence à intervalles rapprochés de rapides et

* DUBOIS (1964).

de chutes, la profondeur habituellement faible surtout l'été, et les fonds de galets ou de roche nue, garantissent la parfaite oxygénation de l'eau. Les teneurs en CO_2 libre sont toujours inférieures (moins de 0,20 mé), et le pH élevé, en été davantage ; quant aux variations dans l'espace de l'acidité libre, et plutôt combinée : infimes en hiver (type continu), elles s'accroissent l'été (type oscillant) au gré des influences accrues et contradictoires d'une part des sources riveraines, d'autre part des conditions hydrologiques saisonnières du fleuve ; tout cela a déjà été décrit (fig. 16).

Pour les sources, notre observation s'est limitée à six d'entre elles, relativement importantes et d'accès facile (sur rive droite) :

- 1^o) la résurgence de Cent Fons (A), en relation comme l'on sait avec une perte de la Buèges située à 10 kilomètres plus au Nord, connaîtra les mêmes sursauts saisonniers que la rivière-mère, et peut voir son débit multiplié par 50. Ce débit pérenne et abondant pour l'ensemble, en comparaison des autres sources, s'écoule par "cent" bouches ouvertes sur la rive de l'Hérault. La faille (représentée sur la carte IX-a) qui prolongée vers le Nord vient recouper la Buèges dans la zone de sa perte et lui sert vraisemblablement de cours souterrain privilégié*, croise l'Hérault très en biais vers le Sud et l'accompagne même sur plusieurs centaines de mètres, jalonnée d'autres exurgences patentes (rive gauche, fig. 3) ou latentes (accroissement d'acidité au-delà de la station /2/, sur le graphique 16, qui suggère l'irruption d'eaux hypogées dans le fleuve).

* DUBOIS (1964).

- 2^o) la source de la Combe du Buis (B) : multiples orifices là encore échelonnés le long de la rive sous un taillis de saules ; quelques mares communicant par de courts rapides, et deux ruisselets de déversement. La moindre crue submerge le tout aisément comme à Cent Fons (le dénivelé est inférieur à 1 m, et l'Hérault s'élève en maintes occasions de plusieurs mètres).

- 3^o) la source de la Combe Bugadière (C) : d'importance mineure, nous l'avons "révélée" dans un précédent chapitre.

- 4^o) Source(s) du Cabrier (D), au bord de la route, à 100 m et très au-dessus de l'Hérault, impossible donc à submerger ; orifices accessibles un peu en amont au niveau du fleuve. Le débit pérenne mais fort amoindri l'été alimente la retenue d'un barrage parcourue d'un léger courant, puis se partage entre l'irrigation des prés voisins et un court ruisseau ; situation assez comparable à celle du Verdus.

- 5^o) Le Verdus "bas" (V) : à 2 km environ de ses origines ("perdu puis retrouvé"), enrichi maintenant de nombreuses sources étagées jusqu'à son débouché dans l'Hérault, d'où une acidité carbonique conséquente notable malgré un si long parcours. Sa situation haute et son éloignement le mettent lui aussi à l'abri des crues du fleuve.

- 6^o) La résurgence de Clamouse (E) : en relation avec une perte du Drac, ruisseau distant de quelques kilomètres en direction de l'Ouest, et par delà celui-ci avec le réseau hydrologique sous-jacent au Causse du Larzac^{*}. Orifices nombreux très en surplomb sur l'Hérault qui ne peut là non plus les recouvrir, mais durant l'été assèchement marqué des plus élevés.

* DUBOIS

Du point de vue physico-chimique (tab. IX-b), ces diverses sources admettent un dénominateur "commun", par quoi elles se différencient du fleuve ; celui-là fait essentiellement de leur régime thermique et de leur acidité carbonique totale (sténothermie, pH inférieur et richesse en CO_2 libre, dureté plus grande d'un tiers avec une résistivité en rapport, ... etc...).

En définitive l'ensemble hydrologique considéré comme un tout unique, des sources et de la partie de l'Hérault qui leur correspond, réalise bien un gradient carbonique (polycéphale), homologue exact des précédents décrits dans les trois rivières. Et sans doute le fleuve ici ne découle-t-il pas "à la lettre" de ces sources comme l'aval de la Buèges procède de son amont, mais les salinités autres que bicarbonatées apparaissent assez voisines, la parenté de leurs terrains d'origine ou de transit (à dominance calcaire) confère à toutes ces eaux un indéniable "air de famille", sur lequel tranchent seulement les différences d'acidité carboniques calquées sur celles obtenues en expérimentation^{*} : moins de CO_2 et d' HCO_3^- dans l'eau aérée (d'aval) que dans l'eau hypogée primitive (d'amont), etc...

B - La FAUNE des PLANAIREs :

Elle aussi considérée comme un tout, poursuit et achève l'homologie avec le macrogradient d'un cours d'eau.

- 1^o) Dans les sources : quelques Polycelis felina hantent Cent-Fons (qui se justifient par la présence de la Buèges à l'arrière plan) ; partout ailleurs cependant et là même Dugesia gonocephala prédomine, étant dans l'Hérault rarissime.

* 2.2.2.

- 2°) A l'opposé, dans ce fleuve, D. subtentaculata et D. tigrina prévalent, qui s'observent parfois à quelques exemplaires (jamais en force) dans les trois premières de nos sources, au Buis surtout. Mais celles-ci ne sont-elles pas les seules justement que l'Hérault puisse envahir lors de ses "libations" d'automne ou de printemps ? Pénétration passive des plus probables par conséquent, en tous cas de caractère exceptionnel.

- 3°) Restent deux espèces ubiquistes enfin, Dugesia lugubris (avec ses deux races, brune et tigrée) et Dendrocoelum lacteum bien plus rare, qui avec une fréquence presque égale colonisent le fleuve et les sources, sous réserve d'une absence de courant ; le non-respect de cette clause au Verdus-bas, nous semble excuse suffisante pour l'abstention dans ce seul ruisseau de ces deux Planaires rhéophobes.

Au total donc, une distribution conforme on ne peut plus au schéma général (fig. 20), avec des limites affirmées simplement davantage que dans la continuité d'une rivière. Et pareille conformité se retrouve encore dans l'évolution biologique, différente ici et là : de type subcontinu dans les sources, dont les Planaires ^{sensibles} paraissent/aux seuls traumatismes des grandes crues d'équinoxe mais exhibent quelques cocons même en plein coeur de l'hiver ; de type périodique dans le fleuve, explosion estivale, suivie d'une extinction aux premières crues d'automne, et des Planaires quasi indécelables en hiver (la microflore benthique à prédominance d'Algues filamenteuses y est sujette à semblables éruptions et éclipses)... etc.

*

Quelques aspects particuliers de ce tableau combien orthodoxe de la biocoenose ne sont pas cependant sans poser de questions :

- 1 - Au cours du printemps 1961, moins de trois mois après des crues dévastatrices, D. gonocephala grouille littéralement à Cent Fons et à la combe du Buis où ses cocons se comptent par dizaines. Or au même moment, les stations IV et V de la Buèges, avec une température moyenne sensiblement identique (14-16°), sont fort loin de posséder un peuplement aussi abondant, florissant et fécond : les cocons ne s'y comptent que par unités. Mettre telles différences criantes sur le compte d'un décalage thermique qui n'excède guère un ou deux degrés ne serait-il pas forcé, quand nous verrions là plutôt matière à soupçonner l'existence d'un effet favorable des sources, distinct de leur sténothermie ?

Mêmes soupçons lorsque à même époque nous trouvons dans la source du Buis (et sur les rives mitoyennes de l'Hérault) des Dugesia lugubris deux et trois fois plus grosses (20 x 4 mm) - avec des cocons en rapport par le nombre et la taille - par comparaison avec les populations de cette espèce en diverses stations du fleuve. Ici encore le décalage biologique, qui sexualité mise à part n'est pas sans rappeler celui manifesté par le groupe D. gonocephala-subtentaculata, nous paraît hors de proportions avec le décalage climatique, à peine esquissé durant cette période printanière. Comme à Cent Fons, les crues de printemps ont en effet réalisé un balayage assez radical pour dispenser de prendre en considération la période hivernale antérieure, évidemment moins fraîche dans les sources.

Ainsi ces deux observations tendraient à accréditer la même notion toujours d'un EFFET BIOLOGIQUE des sources, en quelque sorte "quantitatif" : bénéfique pour la croissance, la fécondité, le peuplement... ; effet à disjoindre tout à la fois de l'effet faunistique "qualitatif", et - au moins en partie - du conditionnement climatique qui pour ce dernier ne fait plus de doute.

- 2 - A Cent Fons de nouveau, à hauteur des sources les plus en aval de la résurgence, une zone de hauts-fonds rocheux large de plusieurs mètres et profonde de quelques décimètres s'interpose entre les eaux riveraines assoupies et le courant médian rapide de l'Hérault. L'eau assez lente y montrait en avril 1961 de rares Dugesia tigrina et D. subtentaculata, toutes d'allure plutôt léthargique. Or à plusieurs mètres de la rive une dalle calcaire de 3 dm² soulevée par hasard abritait une centaine d'individus énormes et vivaces de même habitus que dans les sources, appartenant aux trois espèces D. gonocephala D. lugubris (tigrée) Dendrocoelum lacteum, et accompagnés d'autant de cocons volumineux qui par leur accumulation évoquaient du frai de grenouille.

L'eau de l'Hérault, avec une température inférieure de moins de deux degrés à celle de Cent Fons et pauvre en CO₂ malgré l'appoint de la résurgence, n'expliquait en rien cette pullulation d'ailleurs très circonscrite. Le substrat rocheux massif partout identique ne paraissait pas plus riche ici qu'alentour en débris ou micro-organismes quelconques fondant un tropisme alimentaire. Par contre un examen plus attentif du fond nous révélait, une fois dissipé le nuage de saletés soulevé en retournant la pierre et à l'emplacement exact qu'elle coiffait, deux à trois fumerolles de sable à peine visibles, effet et signal de l'arrivée de filets d'eau hypogées rattachés au système Cent-Fons.

Le même ensemble de faits était retrouvé inchangé, à la température près (maintenant supérieure de 10 degrés dans l'Hérault), en juillet et septembre 1961.

Cet îlot de peuplement entouré par des mètres carrés de "no man's land" pose selon nous deux nouvelles questions : tout d'abord, pour se retrouver aussi étroitement entassées, les Planaires n'auraient-elles pas "senti" l'émergence, n'y aurait-il pas eu attraction, phénomène distinct d'un effet biologique déjà suggéré ? Mais dans telle hypothèse, sous quel stimulus ? Peut-on envisager un thermotropisme qui jouerait tour à tour au profit de températures supérieures puis inférieures, et sans la moindre phase intermédiaire d'indifférence ? Un CHIMIOTROPISME ne serait-il pas plus vraisemblable ?

D'autre part, si la protection de 3 dm² de dalle suffit à justifier la survivance d'un foyer démographique aussi exubérant, quelques semaines après des crues ayant décuplé le courant et la profondeur normale (plusieurs mètres au lieu de plusieurs décimètres), cette protection n'est-elle que mécanique ? L'hypothèse d'une CHIMIO-PROTECTION n'a-t-elle rien de plausible : l'eau hypogée renforçant en quelque sorte chez les Planaires leur aptitude à résister, à survivre, tout comme à l'inverse un refroidissement peut en certaines circonstances et pour d'autres groupes zoologiques avoir des effets "anergisants" ?

*

POUR CONCLURE cette seconde confrontation des Planaires avec le gradient carbonique...

- Elle nous confirme en premier lieu que la biologie et l'écologie, tout autant que l'hydrologie et la pédologie, permettent d'assimiler dans ses grandes lignes la variation "sources secondaires - aval d'un fleuve" à la précédente variation "amont-aval" d'un cours

d'eau : pareilles différences hydrologiques fondamentales entre les extrêmes, et semblables contrastes dans leurs biocoenoses, accentués plutôt qu'atténués par le raccourci dans l'espace.

La reconnaissance de cette homologie nous autorise donc pleinement à poursuivre la confrontation à l'échelle des micro-gradients d'un cours d'eau.

- En second lieu, nous y avons approfondi le clivage déjà ébauché au niveau des effets et des causes.

Discrimination entre des effets qualitatifs (faunistiques : la distribution amont-aval des espèces...) et des effets quantitatifs (biologiques ou physiologiques : croissance et fécondité, concentration et peuplement, survivance...).

Disjonction aussi au niveau du conditionnement éventuel : après la flore des sources, leur faune de Planaires semble dépendre d'autres facteurs encore que les conditions thermiques qui y règnent. Dès lors l'influence hypothétique nous apparaîtra maintenant vraisemblable de l'hydrochimie des eaux hypogées naissantes ; au prochain chapitre nous demanderons de la faire accéder au rang des probabilités.

*

*

*

CHAPITRE SEPTIEME : MICROBIOTOPES ET MICROGRADIENTS

- 3 Planaires dans 3 stations

*

-
- Aspect général maculaire du peuplement de Planaires : microbiotopes, ... dont on induit l'hypothèse de micro influences locales favorables ou non, la température étant exclue de celles-ci en principe qui intervient déjà à plus grande échelle. Intérêt prévisible donc d'une confrontation G. C. - Planaires à ce niveau du fait de telle mise entre parenthèses d'un facteur jusqu'ici dominant.
 - Petitesse et latence définissent les micro G. C. qu'une convergence de symptômes et de signes révèle. Particulière importance des dosages effectués sur eaux hyporrhéiques interstitielles, non seulement pour signaler une affluence mais encore pour rendre compte de l'environnement réel des Planaires (... de tout hydrobionte benthique), ainsi que de ses variations dans le temps.
 - En quoi l'évolution des micro G. C. diffère de celle des sources riveraines précédemment décrites, et ce qui pourrait s'ensuivre dans l'éventualité d'une influence sur la biocénose.

*

1. P. felina à la station III de la Buèges... et dans quelques autres : ... où l'on constate la coïncidence répétée de plusieurs microbiotopes avec des micro affluences d'eaux hypogées. Tel stéréotype suggère une relation de cause à effet, non pas tant entre G. C. et la présence d'une espèce donnée (liée comme l'on sait aux conditions thermiques), qu'entre G. C. et foyers de peuplement, de rassemblement, d'eubiose, de survivance...
2. Mêmes constatations pour D. gonocephala, dans la Vis et différents cours d'eau.
3. Item pour D. subtentaculata dans l'Hérault, D. tigrina, D. lugubris...

*

-
- * "... il faut désormais orienter l'éducation vers l'acquisition d'une méthode plutôt que vers celle de connaissances toujours plus larges". (Interview au MONDE de Mr Jean Borotra, 17-18 janvier 1965).

En définitive, les microbiotopes permettent le clivage des phénomènes observés dans les sources (par rapport à l'aval) : en des effets -"dominants"- propres aux conditions thermiques d'une part (distribution des espèces) et d'autres -"récessifs"- présumés ressortir des conditions hydrochimiques - (distribution des populations et syndrome des eaux naissantes) -

A l'expérimentation de confirmer ou non, et de préciser ces conclusions.

Il n'est pas que les sources riveraines d'un fleuve pour se singulariser par leur biocoenose, sa rive elle-même, longée mètre après mètre, montre à l'observateur une alternance de temps forts et de temps faibles démographiques. Lorsque plus haut nous avons parlé pour les Planaires de biotope INTENSIF, l'expression n'avait de valeur que par comparaison avec le biotope EXTENSIF : l'implantation n'y apparaît moins lacunaire querelativement.

Ainsi, la notion de biotope traduirait moins un phénomène immédiatement sensible qu'un concept : l'homme habite bien la Planète ou les continents mais ce n'est que par rapport au vide intersidéral et l'étendue des océans ; on ne constate en vérité sa présence effective que dans des villes, villages, hameaux et fermes isolées, c'est-à-dire dans une série de Microbiotopes, ... et les Planaires à l'ave-nant. Bref, la discontinuité dans l'implantation de tout peuplement s'impose à l'esprit comme donnée première.

Les Microbiotopes par quoi s'exprime telle discontinuité, gîtes d'élection pour une faune de plus large extension, conduisent alors irrésistiblement l'observateur à supposer l'intervention de facteurs locaux, favorables ici et non ailleurs. Et puisque déjà les conditions climatiques ont été trouvées déterminantes pour une Planaire

donnée de son macrobiotope, tous vide ou concentration démographique à l'intérieur des limites thermiques et spatiales prescrites de la sorte devraient en principe ressortir de microconditions autres. L'hypothèque du facteur température semblerait ainsi pouvoir être levée qui a jusqu'à présent grevé nos deux précédentes confrontations du G. C. et des Planaires, et les Microbiotopes en conséquence s'avérer plus fructueux pour nous dans leur étude. Peut-être maintenant une influence propre sera-t-elle reconnue aux micro G. C., pour la première fois dissociable des conditions sténo-eurythermiques.

*

Ces micro G. C. nous les avons dès l'abord définis par leur petitesse, laquelle implique avec évidence un certain degré de sujétion vis-à-vis de l'environnement : le sol superficiel (sa constitution, sa température...), le cours d'eau (son hydrologie physique et chimique...) etc.

Il y faudrait ajouter encore - sans méconnaître combien le terme recèle de subjectivité - la latence, car la source se voit, au lieu que le micro G. C. se décèle comme le sont les microbes ou l'oligo-élément. "L'invention", nous l'avons vu découler d'une convergence de symptômes et de signes, dont aucun à lui seul ne savait suffire à emporter la conviction ; pour les avoir déjà évoqués, n'en faisons ici que le rappel de quelques-uns d'importance, dans l'ordre où d'ordinaire ils se manifestent au chercheur : 1. signes d'ordre botanique ou faunistique, suggestifs à ses yeux d'une source.- 2. symptômes pédologiques d'un afflux carbonique ou ferreux.- 3. humidité riveraine non ascensionnelle voire suintement patent, que certaines saisons de l'année, hiver et périodes de saturation du sol en eau, viendront parfois confirmer sans équivoque.- 4. contexte géophysique (dénivelé, déclivité...) ou hydrogéologique (faille, lentille argileuse hydrophile,

niveau compact imperméable de recueil...).- 5. "anomalie signal" enfin sur les courbes d'acidité carbonique d'un cours d'eau (pH...), ou dans une série de prélèvements hyporrhéiques... etc.

A propos notamment de cette dernière catégorie de signes hydrochimiques, nous avons montré l'utilité de prélèvements effectués sous l'interface sol-eau quand il s'agissait de faire la preuve dans un courant trop "loquace" d'une affluence hypogée trop discrète. Mais telle façon de procéder admet une justification supplémentaire autre qu'hydrologique : écologique. Limiter en effet son analyse aux seules eaux épigées prises à quelques 20 cm du fond, sur lequel rampent précisément Planaires et Algues encroûtantes, reviendrait en matière de respiration de Mammifères par exemple à ne prendre en considération que la composition d'un air prélevé à plusieurs centaines de mètres d'altitude, où n'interviennent guère tuyaux d'échappement de moteurs, gîtes confinés ou surpeuplés, poussières, cheminées d'usine et autres agents de "pollution"... Les points de vue que nous devons épouser, en l'occurrence ceux de la Planaire et de la microflore benthique, sont trop étroitement "terre à terre" ; l'estimation précise pour cette biocoenose de son ambiance réelle de vie, celle qui prévaut à l'interface sol-eau, requiert par conséquent de tenir compte des deux hydrologies en présence à ce niveau, des compositions chimiques affrontées aussi bien que des rapports de force. C'est ainsi que le constat d'une différence de concentration carbonique hypogée-épigée permettra d'affirmer ipso facto une microdiffusion à l'interface, imitée de celle que nous avons déjà observée entre eaux courantes et atmosphère ; cependant qu'une surpression hypogée surajoutée de nature hydrodynamique (affluence), signifiera l'amplification encore de ce flux carbonique par la complicité du solvant...

En outre, la connaissance chiffrée des concentrations hypogée et épigée contribue à définir, quantitativement en quelque sorte, de tels micro G. C. par delà leur laborieuse mise en évidence qualitative. Si cette définition bipolaire, en réalité plus indicative qu'exhaustive, n'autorise pas de ce fait la comparaison entre plusieurs, elle offre du moins l'avantage d'en pouvoir comparer un à lui-même, nous voulons dire d'en suivre la variation saisonnière. Les pôles hypogée et épigée en effet pouvant en première approximation s'assimiler à l'amont et l'aval du micro G. C., leurs teneurs respectives tant absolues que relatives l'une à l'autre rendent compte par leurs modifications de l'évolution autonome de chacun, item des péripéties de la rencontre. Nous retrouverons là cette dialectique à laquelle nous a familiarisé l'étude hydrochimique des confluences, et tout dernièrement celle des sources riveraines de l'Hérault (fig. 16) : l'exaltation de l'influence de "l'amont" (... de l'hypogée) si l'eau épigée d'accueil s'écoule en nappe peu profonde et lente (été, étiage, rives...), la réduction au contraire de cette même influence par les hauts débits, un courant rapide et les tourbillons du fleuve (hiver, crues, partie médiane du lit), etc.

*

Après cette diagnose positive, insistons enfin sur quelques traits autres que quantitatifs par quoi les micro G. C. se distinguent des précédents gradients étudiés. La faiblesse habituelle de leur débit et surtout leur situation intérieure au cours d'eau contribuent à dessiner pour eux une physionomie et un devenir différents de ceux des sources riveraines, que nous avons trouvées autonomes dans leur existence hormis les périodes sans lendemains où les crues les submergent. L'absence est ici radicale de toute transition hydrologique entre "l'amont" (qui naît à l'interface) et "l'aval" (auquel

s'identifie le fleuve proprement dit ; d'autre part, subordination de tous les instants au joug physique et chimique de ce dernier, allégée simplement à l'étiage et à la condition encore pour les micro G. C. de n'être pas asséchés eux-mêmes. Cette mention accessoire d'une évolution périodique en deux temps des micro G. C. - en quatre s'ils tarissent l'été - donne à entendre qu'une influence éventuelle de leur part sur la biocoenose sera nécessairement marquée du même rythme, atteignant son maximum durant la belle saison (avec ou sans un entracte estival) dès lors qu'ils y font montre du maximum de "punch". Ainsi se posera à nouveau dans une certaine mesure le même problème toujours du partage des responsabilités avec la température pour les effets biologiques constatés, puisque aussi bien les défauts (ou les excès) thermiques apparaissent contemporains de leurs propres déficiences relatives.

Autre conséquence logique de la subordination au cours d'eau des micro G. C. : leur trop grande dépendance vis-à-vis de la température ambiante et leur efficience "à éclipses" devraient en exclure normalement - tout au moins relèguer au second plan - une différenciation qualitative de la faune, la présence d'espèces particulières ; cela au contraire des sources isolées, dont l'entière autonomie climatique connexe de leur indépendance géographique rend possible la singularité faunistique. Donc ne subsisteraient en définitive dans nos micro G. C. que les aspects de la biocoenose les moins suspects d'être inféodés aux conditions thermiques, ces manifestations physiologiques et biologiques que de façon prématurée peut-être nous avons pressenties en liaison avec les conditions hydrochimiques, devant toutes autres.

Moins que personne pourtant le scientifique ne saurait oublier que ce que nous baptisons "logique" ne représente à tout prendre qu'une expérience pratique multipliée et devenue abstraction ; aussi les quelques exemples qui vont suivre ne sont-ils pas là pour vérifier ce qui "logiquement" devrait se produire, mais bien pour illustrer après l'avoir fondée cette "essence" de nos observations.

I - POLYCELIS FELINA A LA STATION III DE LA BUEGES,
ET DANS QUELQUES AUTRES (1961-1962)

A 800 m de sa source, la rivière côtoie sur sa droite une lande de plusieurs hectares peuplée de divers genêts (spartium, genista), fougères (Pteris aquilina), saules, toute flore rare sur les sols calcaires basiques qui prévalent alentour. On s'aperçoit à y regarder de plus près qu'il s'agit là d'un important banc alluvial de galets et graviers, aujourd'hui recouvert de terre végétale mais resté très perméable en profondeur* au passage d'éventuelles eaux hypogées, soit affluences latérales en provenance des reliefs voisins, soit simples dérivations du sous-écoulement de la Buèges.

Au niveau de la station III (rive droite), un fossé naturel asséché en permanence, qui prendrait plutôt l'apparence d'une sinueuse haie de saules nains, sillonne cette lande et vient déboucher sur la rivière perpendiculairement à elle, ménageant une petite crique ouverte vers l'amont, d'un demi mètre carré de surface et d'une profondeur moyenne de dix centimètres (fig. 21).

* Zone I-II de la vallée fluviale.

La station colonisée par Polycelis felina ne possède à première vue rien d'exceptionnel, remarquable dans la suite de la rive, ni du point de vue pédologique (fond de galets perméables), ni du point de vue végétation à l'exception peut-être d'un encroûtement plus marqué qu'ailleurs du pied du talus riverain par l'Hépatique Marchantia. Les parties immergées abruptes de ce talus portent en abondance une autre Hépatique encore (Jungermannia).

L'eau toujours courante voit sa température osciller selon la saison entre les deux extrêmes 12° et 17°5 (contre 9°5 et 20°5 pour la station VI à 1 800 m en aval, dernière à héberger P. felina). Pour ce qui est du gradient carbonique de la rivière, nous nous trouvons tout au début de la seconde zone, d'illuvion précalscaire, avec des taux de CO₂ libre compris entre 0,12 mé l'été et 0,25 l'hiver (fig.12 et X).

Les Polycelis felina de la station offrent cependant la particularité de se concentrer étroitement contre la rive, et au niveau de la petite crique (C). Assez nombreuses et grosses sur ces quelques pieds-carrés, au printemps et au début de l'été surtout, elles le sont beaucoup moins vers l'amont immédiat ou l'aval, moins encore en s'écartant de plus d'un demi-mètre de la rive ; ainsi, quand un seul galet soulevé dans le microbiotope pouvait révéler une dizaine de Planaires, il en fallait à quelques décimètres de là retourner cinq ou dix pour ne découvrir que de rares individus.

Trois points (A), (B), (C), équidistants d'environ 0,80 m furent alors repérés (schéma) : le premier en bordure du courant (jamais intense hormis les crues) par 0,25 m - 0,30 m de profondeur, et les deux autres contre la rive, sous moins de 10 cm d'eau quasi immobile à l'étiage. Les Planaires nombreuses en (C) se raréfiaient beaucoup en (B), qui devenaient en (A) à peu près introuvables (mars-avril 1961).

Ce foyer démographique, très circonscrit par conséquent, posait le problème de sa détermination. La température semblait hors de cause pour être partout identique et compatible même dans ses excès avec la présence de l'espèce (fig. 6), et aussi bien l'oxygène dissous (à peine réduit au fort de l'été... mais au point (C) précisément). Pour le courant, encore que P. felina n'ait point réputation de rhéophobie, on pouvait admettre - non sans réticences d'ailleurs à l'étiage - qu'elle ait fui une trop forte intensité en (A) ; mais comment le croire pour le point (B) aussi peu agité que (C) ? Semblable raisonnement excluait l'influence de la profondeur (... de la pression).

L'analyse hydrochimique par contre singularisait du point de vue carbonique les trois points étudiés de façon très suggestive (fig. 21,b).

Si dans l'eau épigée les pH différaient de moins d'un vingtième d'unité, le divorce s'en accusait pour les eaux interstitielles du sol prélevées en plein gravier à 5 cm de profondeur : quatre fois plus de CO_2 hyporrhéique en (C) que dans le courant épigée sus-jacent (0,7 contre 0,17), mais seulement deux fois plus en (A). Un gradient de concentration carbonique très important existait donc à l'interface sol-eau, qui allait s'atténuant de (C) en (B) et surtout de (C) en (A). Et sans doute pouvait-on expliquer par le courant la moindre acidité hypogée en (A), mais nullement en (B), ... d'où le soupçon naissant d'une affluence hypogée au point (C).

Le vert plus intense de la microflore épilithique au pied du talus humide de la rive appuyait telle hypothèse, et surtout cette sorte de delta fossile concluant un fossé d'une vingtaine de mètres non creusé de main d'homme et jalonné de saules : pourquoi ces déjections ? Pourquoi cette prédilection ? Le sol perméable rendait

plausible l'existence d'un sous-écoulement relique, dont semblait témoigner la plus grande acidité hypogée de (C), au plus proche de "l'embouchure" et à l'écart du balayage par la rivière.

Après ces observations de mars-avril 1961, les Planaires de la station multiplièrent et grossirent jusqu'à la fin du printemps. Vint l'été extrêmement sec marqué par une certaine involution de ce peuplement, que les crues d'automne achevèrent de décimer. Ne subsistaient plus en décembre-janvier 1962 que quelques rares survivants au point (C), mais plus aucun alentour.

Le 3 janvier 1962, les réserves d'eau du sol étant au plus haut (fig. VI), un léger suintement s'observe à l'issue du fossé, qui alimente une petite mare néoformée (D) creusée par quelque crue et sans communication visible avec la rivière. Eau de pluie ou de ruissellement ? Le fond de la mare remarquablement encroûtée d'algues vertes détonne sur les fonds voisins par sa couleur intense, et invite à une analyse qui infirmera l'hypothèse d'un apport épigée (CO_2 et TAC élevés, fig. 21) ; la preuve est faite désormais, définitive, de l'affluence hypogée pressentie en même temps que du "flair" (?) de la microflore sinon sans doute de Polycelis felina.

Bref, nous concluons en trois propositions :

- 1. En plein macrobiotope de l'espèce un territoire très limité montre une condensation du peuplement : foyer de croissance et de maturation, oasis de survivance pour Polycelis felina... Ce qui initialement avait été pris pour un secteur quelconque de la rive d'un cours d'eau s'est révélé correspondre en réalité à un microbiotope.

- 2. Or ce foyer apparaît centré par un micro G. C. : il coïncide dans l'espace avec une émergence occulte immergée, et dans le temps avec cette période printanière où le moindre débit de la rivière ne "tue pas dans l'oeuf" pour la microsource vouée au déclin estival toute possibilité d'influencer le milieu.

- 3. Telle coïncidence pourrait bien être alors plus que cela : une détermination. Mais dans cette hypothèse, par quels agents ? Nous avons refusé au courant et à la température, à l'oxygénation aussi, les premiers rôles. Faute de prétendants, nous prêterons donc attention à l'acidité carbonique affluente dont l'intervention manifeste sur la flore s'étendrait encore aux Planaires ; influence hydrochimique et non thermique, car si de semblables micro G. C. existent bien comme nous le verrons tout au long de la Buèges, ceux d'aval s'avèrent impuissants au delà de la station VI à sauvegarder la présence de P. felina sous un climat devenu hostile à son égard.

*

Cette conjonction mise en évidence par l'enquête entre P. felina et une eau naissante - conjonction et non pas relation, qu'il reste à démontrer de façon plus rigoureuse - nous l'avons alors retrouvée neuf fois sur dix pour ne pas dire dans la totalité des cas.

- Dans la BUEGES par exemple (fig. 12), aucune Planaire à la source même, ouverte de plein pied sur un lac immobile de retenue ; P. felina, petite et jamais très nombreuse, n'apparaît qu'aussitôt franchi le barrage.

La station II bis déjà montre un peuplement plus riche avec des individus plus gros qu'en amont, mais aussi une petite source

sur rive droite la précède de peu ; au niveau de la station proprement dite, marquée par une passerelle rustique et délabrée, la dénivellation fait sourdre de la rive de galets, encombrée de saules et largement perméable, de nombreux filets d'eau : résurgences probables du sous-écoulement sans exclure l'appoint d'affluences vraies (tabl. 17-a) ; Planaires et Gammare pullulent en ces ruissellements.

Foyers de P. felina aux stations III et IV, en coïncidence encore avec des suintements riverains (cf. 2.5.4.). Ces Planaires s'avèrent rarissimes à la station V (moins de dix exemplaires récoltés en trois ans) où les rives plates et l'analyse hydrochimique ne suggèrent aucune affluence latérale ou ascendante. Regain de l'espèce enfin et "chant du cygne" à la station VI, mais là une source latente dont il a déjà été question.*

- Au LEZ, point de P. felina non plus dans le gouffre de la source vauclusienne, malgré la sténothermie et en certains points un léger courant (disparu l'été). En aval immédiat deux sources de rive droite, amorce chacune d'un court ruisselet, en abritent en abondance.**

Plus intéressante à nos yeux la station I bis : elle se situe au pied du barrage cernant le gouffre, petite plage de 2 à 3 m² adossée à une bâtisse de rive droite, graviers et terre humifère fief d'un quelconque figuier ; P. felina y pullule, à l'abri de tout courant, plantureuse et par dizaines souvent sous la même pierre. Légions

* 2.4.2. et annexe XII : P. felina à la station VI de la Buèges.

** cf. schéma des lieux in Jarry, 1959 (a).

aussi de Bythinelles et Gammares. De l'automne au printemps, la station ravagée par les crues subit une sensible réduction de sa population, mais la reconstitution en est rapide dès les beaux jours pour tout le semestre d'été.

Comment expliquer ici ce foyer démographique localisé ? L'oxygénation au pied d'une chute d'eau est aussi irréprochable partout alentour ; le courant présente des sursauts saisonniers néfastes pour la Planaire, alors que les refuges abondent dans l'aval immédiat ; la variation thermique hiver-été n'excède pas deux degrés (162 ± 1), mais à dix mètres de là également ; quant au CO_2 libre lui-même, il atteint un chiffre élevé : environ 1 mé/l...

L'observation attentive de la rive, nous la montrera alors humide à ce niveau, voire suintante en période de haut débit : affluence hypogée satellite du LEZ ou résurgence du sous-écoulement ? La situation permet aussi bien les deux interprétations. Le taux de CO_2 libre en tous cas s'y révèle double de ce qu'il est dans le courant, avec un peu plus de bicarbonates (+ 5 % - cf. fig. 17) ; et cela ne constitue sans doute pas pour les Planaires, Gammares et Mollusques, l'un des moindres attraits du lieu.

- Plus loin, la station III du LEZ, avec une colonie peu nombreuse mais fidèle, sur un lit de gravier perméable caressé par un courant permanent, figure l'exacte réplique de Buèges III (débouché d'un fossé à sec mentionné sur la carte IGN), etc...

Ainsi pourrions-nous multiplier les observations qui toutes montreraient, dans le cadre de certaines conditions climatiques,^{*} la

* cf. diagrammes (fig. 6), et la source géminée de Montpeyrroux citée à 1.2.3., où une affluence par ses 21⁰⁵ se montre exclusive pour P. felina.

coïncidence temporo-spatiale des microbiotopes à P. felina avec des micro G. C. D'aucuns trouveront la conclusion des plus banales, s'agissant d'une espèce bien connue pour affectionner les sources ; n'était le doute semé sur le conditionnement purement thermique d'une telle prédilection, la moisson scientifique va sembler maigre aussi longtemps que l'expérimentation n'aura pas éclairé les faits observés d'un jour nouveau. Nous allons voir cependant que les autres espèces de Planaires affectent semblables comportement et disposition vis-à-vis des eaux naissantes, ce qui ne laissera pas d'étonner davantage au regard des notions communément admises quant à leurs mœurs.

II - DUGESIA GONOCEPHALA A LA STATION "DEUX-PONTS" DE LA VIS (PRINTEMPS-ETE 1961), ... ET AILLEURS

Issue du massif primaire de l'Aigoual, la Vis pénètre et parcourt le Causse du Larzac au fond d'étroites gorges encaissées, puis après avatar (perte suivie de résurgence) et affluents vient se jeter dans l'Hérault aux environs de Ganges.

Nos différentes Planaires s'y succèdent selon le schéma classique : P. felina dans les ruisselets de l'Aigoual et sources riverraines diverses, D. gonocephala plus en aval, enfin D. subtentaculata ; D. tigrina et Dendrocoelum restent rares (fig. 5).

Le 14 avril 1961, en un printemps précoce et sec (fig. VI) nous explorons la rive droite de la Vis entre Gornières et Ganges, 20 km en aval de sa résurgence. Assez aisément repérable par le voisinage de deux passerelles suspendues très caractéristiques, nous remarquons un court bras mort (A) de l'apparence la plus banale, ouvert à son extrémité aval, et séparé de la rivière ici rapide et peu profonde par un

banc de galets (fig. 22) ; sa rive opposée à ce banc s'identifie à l'abrupt talus de terre humide, couvert de végétation, qui supporte la route 10 m plus haut et tout le poids de la montagne culminant 500 m au-dessus. Ce bras d'eau, avec les dimensions approchées suivantes : 2 m sur 0,50 pour 0,10 - 0,20 de profondeur, n'est parcouru d'aucun courant appréciable.

L'aspect notablement vert de son fond perméable de galets et graviers contraste avec celui offert à moins de 2 m de là (en B) par la rivière : teintes grises ou beiges plus que vertes, pierres nues ponctuées de granulations miliaires blanchâtres (algues incrustées de CO_3Ca)...

Et tandis que cette rive aux couleurs minérales n'abrite que de bien rares D. subtentaculata, inertes, brunes, de petite taille, souvent amputées, dans le bras mort au contraire s'active D. gonocéphala en nombre trois fois supérieur, verte, florissante et grave, avec de multiples cocons volumineux.

L'analyse hydrochimique de prélèvements effectués de part et d'autre confirmera la suggestion de la microflore, savoir la grande richesse du bras mort en CO_2 par rapport à la rivière, températures et TAC étant similaires (tabl. 22-b).

L'existence de ce microbiotope se révéla par la suite éphémère : trois mois plus tard le 9 juillet, le bas niveau de la Vis avait réduit de moitié sa surface et sa profondeur ; l'encombraient maintenant des algues filamenteuses plus ou moins jaunissantes. Le talus de terre jadis suintant montrait un aspect poussiéreux, et si dans la rivière D. subtentaculata déambulait en plus grand nombre, à

portée d'elle dans le bras mort D. gonocephala s'éteignait : raréfiée, léthargique, jaunâtre et malsaine d'allure, sans plus aucun cocon ni jeunes individus.

La chaleur intense (eau à 19°5) jointe à l'assèchement du sol avait à peu près complètement fait disparaître le microgradient carbonique décelé par la première analyse.

*

Malgré une parenté certaine avec la précédente de Buèges III, cette observation n'était pas sans comporter quelques différences notables.

- 1. Du point de vue HYDROLOGIQUE tout d'abord, le mécanisme générateur du micro G. C. s'apparenterait plutôt à celui que nous avons décrit à la station IV de la Buèges (2.5.4.) : suintement de déclivité au pied argilo-humique d'un versant montagneux ombragé ; dans le cas présent simplement les effluves carboniques parviennent à influencer l'eau épigée.

On peut penser aussi que les "eaux mêlées" du bras mort témoignent moins en avril de l'importance particulière du dit suintement que de sa préservation du courant par le banc de galets protecteur, dont le rôle ne saurait ainsi être minimisé. Plus en amont en effet le même talus humide plonge dans la rivière et son pied immergé se frange de vert, mais le balayage par le courant arase dans les prélèvements épigées tout clocher éventuel d'acidité ; plus en aval cependant, c'est la grève interposée comme un écran absorbant entre talus et milieu aquatique qui fait obstacle à la constitution d'un micro G. C. (schéma).

S'ajoutant au réchauffement estival enfin dont on sait l'action appauvrissante sur l'eau, le tarissement de la "perspiration" du sol, conséquence de la moindre pluviosité et d'une évaporation intense en cette saison, accentue encore le caractère temporaire du microbiotope de la Vis que l'hiver submergera dès la première crue.

- 2. Des points de vue CHOROLOGIQUE et ECOLOGIQUE d'autre part, la station se situe tout au contraire de Buèges III dans une zone charnière : entre les macrobiotopes de deux espèces, celui de D. gonocephala étendu vers l'amont, celui de D. subtentaculata développé en direction de l'aval. L'évolution démographique constatée d'avril à juillet, faste pour la seconde de ces Planaires mais néfaste pour la première, semble bien ressortir - d'après ce que nous savons de leurs besoins thermiques respectifs - du réchauffement saisonnier, et s'inscrit logiquement dans telle situation frontalière.

Ce que par contre les conditions climatiques ne peuvent expliquer, identiques à une nuance près dans le bras mort (A) et la rivière (B), c'est l'extrême localisation en (A) plutôt qu'en (B) de D. gonocephala, la survivance d'une année sur l'autre malgré excès thermiques et ravages hydrologiques de quelques géniteurs reliques suffisants pour assurer la pérennité de l'espèce en ce poste trop avancé de son macrobiotope, sa préférence encore pour une eau immobile quand on sait d'ordinaire le courant plus agréable à cette Planaire, son remarquable épanouissement biologique enfin (maturation et fécondité) dans un milieu pourtant plutôt froid à son goût en avril (fig. 6) et non protégé des fréquentes incursions hivernales de la rivière, etc...*

* Annexe XII : P. felina à la station Buèges VI : similitude de la situation frontalière, et des questions posées...

En bref, pour elle comme pour P. felina déjà, le microbiotope (marginal ici dans l'aire d'occupation de l'espèce) s'édifie autour d'un micro G. C. qui fait ainsi figure de point d'appel et "d'Arche" biologique*. Malgré que les auteurs considèrent D. gonocephala moins dépendante des sources relativement que la première Planaire étudiée, nos observations après avoir cru vérifier dans un premier temps le bien-fondé de cette assertion pour ce qui est du climat (supporté et recherché plus chaud que dans les sources) l'infirmieraient maintenant en matière d'hydrochimie : la prédilection se ressemblant fort des deux Planaires pour les eaux naissantes du sol.

*

Or la station de la Vis paraît loin de constituer pour D. gonocephala un cas d'espèce :

- I. Dans le Verdus par exemple, on peut trouver cette Planaire depuis la source jusqu'aux stations IV et même V avec une fréquence croissante puis décroissante (fig. 13) : à l'état isolé d'abord d'ordinaire immature, et plus tard au sortir immédiat du bassin qui fait suite au barrage (station III bis), en un véritable foyer ramassé sur moins de 2 mètres, seule agglomération importante d'ailleurs dans ce cours d'eau, avec ponte abondante, individus florides, etc... L'amplitude thermique annuelle et le climat moyen n'ont rien que d'orthodoxe (13-18° ; cf. fig. 6), mais seraient-ils autres 4 m plus en aval où la population pourtant se raréfie considérablement ? Température donc, non plus que courant ou oxygénation de l'eau, ne savent justifier ce microbiotope.

* Genèse : VII. 23

Cependant l'on observe, surtout en début de printemps (hautes eaux), plusieurs manifestations d'un suintement de la rive gauche sur la faible longueur où sont rassemblées les Planaires, assistées aussi de nombreuses Théodoxies, autres Mollusques, Gammare, microflore vivace, etc... La situation de cette rive en contre bas d'un canal au sol notoirement perméable (gravier et tuf...) donne le pourquoi de ces microrésurgences dont les effets apparents sur la biocoenose s'imposent à l'écologiste avec la même force persuasive que leurs causes...

- II. A 700 m d'altitude, au Pas de l'Escalette (feuille IGN 1/50 000 "Le Caylar" : 249,536), deux ruisseaux confluent avant de se jeter ensemble dans la Lergue. Celui de l'Est héberge depuis sa source proche, dans l'ordre, P. felina puis D. gonocephala. Celui du Nord, le plus long et important, qui nous intéresse davantage en l'occurrence (et aux sources duquel nous n'avons point fait pèlerinage), était trouvé dépourvu de toutes espèces de Planaires à 25 m ou plus en amont du pont routier ; quand brusquement, au fil de l'eau, une surabondante végétation aquatique en envahissait le cours, Physes, Gammare innombrables, D. gonocephala monstrueuses et grouillantes, avec cocons comme raisins en vendange.

Une analyse hydrochimique étagée de septembre 1962 nous révèle que le taux de CO_2 libre, très bas, venait en quelques mètres de doubler sa valeur (0,22 contre 0,12 mé), tandis que la température 12°5 avait fléchi de deux dixièmes de degré.

Une faille majeure de direction Est-Ouest croise précisément la station^{*} ; elle est à l'origine du premier des deux ruisseaux

* cf. fig. 3, à 10 km au Nord de Lodève, et sur la carte IGN la ligne de crête orientée Est Nord-Est qui signe la faille, et le rejet de sa lèvre "aval" facteur d'exsurgence.

et détermine ici même une zone d'émergence : de maigres filets d'eaux sourdent parfois sur rive droite, à 10⁰⁵ (observés en mai 1963), avec quelques P. felina et 0,48 mé de CO₂ contre 0,16 dans le courant voisin, de température 12⁰⁴ ; sur la rive gauche, une authentique source "célée", où venait puiser jadis le mas voisin. Bref, ici encore, et sans que pour autant soit porté atteinte au principe climatique de distribution des Planaires, une eau hypogée anonyme bat le rappel de la biocoenose.

- III. A Cent Fons, D. gonocephala colonise les divers griffons, mais de façon très inégale pour quelques mètres de distance malgré des températures et courants comparables. Une population clairsemée sur des sables et calcaires dolomitiques, double soudain, quadruple deux pas plus loin - et ses cocons se multiplient davantage encore : une centaine par exemple sous une seule pierre - cela sur un semblable sol calcaire, tout à la fois ruisselant et suintant, mais là truffé de racines et noir d'humus.

Nous savons que des eaux émergentes peuvent s'enrichir notablement par de tels transits et lessivages superficiels : pour un flux épigée titrant 0,6 mé de CO₂ au printemps 1962 (température 13⁰⁶), l'eau interstitielle sous 4 cm de profondeur possédait dans l'arène dolomitique une teneur identique, mais 50 % de CO₂ en plus (0,95 mé) dans le sable humifère perfusé par la même eau résurgente.

Coïncidence fortuite ou détermination, ces rassemblements de Planaires à la natalité explosive sur les sols diffusant l'eau hypogée la plus riche ? Ne convient-il pas de rapprocher ces faits de pareils constats faits pour P. felina : individus deux fois plus gros et nombreux et féconds à la source du Lez qu'à celles de Buèges ou Verdus, dans lesquelles le G. C. est trouvé plus pauvre de moitié en

CO₂ libre, plus gros et nombreux encore dans les microbiotopes d'aval pour ces deux derniers cours d'eau qu'à leur source principale, avec entre ces différents gîtes le même contraste du point de vue carbonicité ? *

- IV. Dans l'Hérault enfin au débit malingre en septembre 1962, on pouvait observer mais à peine distinguer de l'ensemble du fleuve - près d'un antique moulin à huile sis en aval de St-Guilhem un peu en amont de la station VII^{**} - un filet d'eau isolé s'écoulant le long de la rive dans l'angle dièdre formé par deux strates calcaires disposées en escalier. Un demi centimètre de profondeur y agglutinait littéralement une D. gonocephala énorme, un foisonnement de Gammarus simulant volatiles en train de picorer le sol, D. lugubris et Dendrocoelum en outre avec d'encore plus fréquentes D. subtentaculata...

La roche verdissante incitait à soupçonner des influences occultes : filet d'eau à 17°5 au lieu de 19°5 juste à côté, la teneur en CO₂ y dépasse 0,50 mé contre 0,16 à 20 cm de là. Or les strates calcaires et toute la rive droite de l'Hérault à ce niveau constituent la lèvre même d'une faille avec décrochement important (de 200 m environ), partie du réseau qui a donné naissance aux sources du Buis, du Verdus, de Clamouse..., une émergence de faible importance en sourd d'ailleurs quelques dix mètres en amont, assistée d'innombrables mais plus discrètes consoeurs échelonnées au long de la rive, que l'on remarque hérissée de joncs. Notre filet d'eau en définitive n'est que l'une d'entre elles.

* Les eaux des micro G. C. issues d'une couverture argilo-humique superficielle sont habituellement plus riches en CO₂ que celles en provenance de calcaires profonds sous-jacents (tabl. 17).

** fig. IX.

Avec l'hiver le niveau actuel du fleuve pourra s'élever de 1 à 6 mètres, 8 pour les grandes crues (et le courant s'intensifier à l'avenant), c'est dire là le caractère très temporaire du microbio-
tope. Au moins autant par conséquent q'un refuge précaire pour D. go-
nocephala normalement absente du fleuve, ce micro G. C. constituerait
pour la faune environnante un lieu de convocation, pour les Planaires
d'aval, pour les Gammarès... Ainsi peut-être "l'effet de source"
serait-il autant physiologique (tropisme) que biologique, et débor-
derait des deux Planaires d'amont à l'ensemble du groupe, voire à
divers autres Invertébrés aquatiques ... ?

III - D. SUBTENTACULATA (et autres Planaires d'aval)
A LA STATION IV DE L'HERAULT (ETE 1961)

Donc, si l'on en veut croire ce qui précède, les Planaires
d'aval pas plus que celles d'amont n'échapperaient à l'envoûtement
des eaux naissantes, sous réserve toutefois que la température n'y
fasse point obstacle. Et l'observation ne vient pas nous contredire
de cette source chaude de Montpeyroux mentionnée dans un de nos pre-
miers chapitre, qui "malgré" sa sténothermie (à 21°5) semblait fort
prisée de D. subtentaculata. Un second et dernier témoignage non
récusable devrait suffire pour emporter la conviction : qui sera de-
mandé à la Station IV de l'Hérault.

A peine rappellerons-nous ici pour l'aval de ce fleuve le
contexte d'ensemble hydrologique et écologique étudié déjà en détail
aux précédents chapitres.^{*} Des températures extrêmes de 6 et 26°, une

* 2.4. ; 2.6.2. (b) ; figures IX et 16.

bonne oxygénation moyenne, l'acidité carbonique en permanence voisine du "plancher" (hydrochimie-pédologie de Zone II : d'illuvion précalcaire)... etc. Dans cette ambiance, à part sensiblement égale, les trois Dugesia, subtentaculata, tigrina, lugubris : la première rhéophile et scissipare, la seconde asexuée encore mais rhéophobe, enfin pour la troisième semblable rhéophobie assortie par contre de cocons et de sa présence ubiquiste dans les sources riveraines aussi bien que l'aval du fleuve. Chez toutes trois une évolution périodique comparable (à éclipse hivernale), rythmée avant toutes autres causes semble-t-il par les variations du débit et surtout de la température.

C'est dans ce cadre qu'il faut imaginer la Station IV de L'Hérault (en contrebas de la route G. C. 4, sous la borne kilométrique : "Ganges, 29 km") : le fleuve lent et profond, élargi soudain au sortir d'un détroit entaillé dans la dolomie bathonienne (F), sa profondeur amenuisée en même temps sur un lit ascendant de galets et graviers (G) ; puis aussitôt après un rapide (R) qui dévale, où viennent affleurer des strates calcaires (S) à pendage faible vers l'amont (fig. 23).

Simultanément, une plage basse d'une trentaine de mètres a succédé sur rive droite à la roche escarpée ; son extrémité aval donne naissance, à l'approche des strates exurgis, à un court ruisseaulet (A) de quelques mètres, parcouru d'un léger courant, large de 0 m 50 pour 0,10 de profondeur et bordé d'un hallier de saules nains.*

* cf. la Station III de la Buèges pour la signification éventuelle de ces saules : celle de témoins d'un flux hypogée ? ... De même pour les joncs du moulin de l'Hérault dans l'observation précédente, etc...

L'origine de ce ruisseau s'impose avec évidence : il s'agit à n'en pas douter de l'eau même de l'Hérault, plus précisément de son sous-écoulement qui chemine à l'intérieur des graviers de la grève. Sous l'action conjuguée de la dénivellation qu'objective le rapide et des strates compacts affleurants au rôle révélateur, cette eau hyporrhéique a resurgi des profondeurs ; semblable processus sera maintes fois retrouvé ailleurs.*

Dans son existence (autant que par la naissance), ce ruisseau apparaît étroitement subordonné à la vie du fleuve : recouvert en même temps que la plage par les hautes eaux, il s'assèche à l'étiage. Enfin, des remaniements annuels du lit à l'occasion des crues violentes achèveront de nous le définir comme un microbiotope non point seulement saisonnier mais temporaire.

*

Le 18 avril 1961, le temps était ensoleillé et chaud depuis quelques semaines (moyenne entre 10 et 20° C) ; la sécheresse exceptionnelle pour la saison (fig. VI) se manifeste dans le bas niveau du fleuve.

En amont et aval de l'embouchure du ruisseau, la faune riveraine de Planaires sera trouvée pauvre dans le courant assez rapide de l'Hérault (B) : très rares D. tigrina, moins rares D. subten-taculata, petites, souvent divisées transversalement.

A l'orée de la plage par contre, aux points (C-D) de la rive, les mêmes espèces s'observent, sous même apparence mais en bien

* voir plus loin in seconde partie de l'observation : le microbiotope (C-D).

plus grand nombre dans un courant imperceptible (2 à 4 par galet soulevé), associées en outre à des Dendrocoelum lacteum solitaires et surtout D. lugubris (brunes ou tigrées) ; ces dernières de petite taille elles aussi (moins de 10 mm) montrent parfois de rares cocons gros comme tête d'épingle.

C'est le ruisseaulet (A) cependant qui tranche le plus sur cette rive, par les individus hébergés trois fois plus longs et trapus de ces deux dernières espèces, ainsi que (selon le courant) quelques D. gonocephala plantureuses ; multiples cocons de la taille d'un plomb de chasse, jeunes individus éclos etc... D. tigrina à peine plus grosse (?), y reste l'exception ; quant à D. subtentaculata s'il s'en trouve on la confond à l'examen direct avec de jeunes D. gonocephala.

En abondance algues encroûtantes vertes et rouges colorent le fond du ruisseaulet dont la teinte jure avec celle minérale des galets du fleuve soisin. Tel contraste nous conduit à comparer les eaux respectives : nulle différence notable (les températures en particulier ne diffèrent guère) si ce n'est la plus grande richesse en acide carbonique libre et combiné.

La grève de galets imprégnée de débris et micro-organismes, pénétrée par les racines des saules (et leur rhizosphère), fermentée en effet d'une activité biologique intensifiée par sa température élevée, conséquence de la forte insolation. Le flux qui la traverse, à l'abri de l'atmosphère, s'adjoint peut-être encore quelque affluence souterraine latérale (voir plus loin). Quoiqu'il en soit pour cette eau de transit, elle ressort du lit de gravier enrichie de CO₂ et minéraux divers solubilisés (calcium, etc...) c'est-à-dire parée de tous les attributs d'une eau hypogée.

Après cette observation du 18 avril, une crue vint noyer et balayer la station une huitaine de jours durant. Le 8 mai, on constatait ses méfaits : forte diminution du nombre des Planaires adultes ; ne subsistent dans le ruisseau que quelques cocons et individus éclos récemment. Renouveau d'expansion en juin.

Le 4 juillet, le niveau du fleuve a maintenant baissé de façon notable, au point de réduire le ruisseau à une simple crique de 1 m² sans courant appréciable ; il abrite toujours d'assez nombreuses Dendrocoelum lacteum et D. lugubris, majeures, mais des cocons plus rares qu'en avril ; D. gonocephala ne se trouve guère qu'avec difficulté. D. subtentaculata s'est au contraire multipliée au niveau de l'estuaire (B) moins immobile ; de taille souvent supérieure à la moyenne, elle y revêt un aspect "intermédiaire"* avec celui de la précédente espèce du même groupe ; aspect qui prête à confusion entre elles deux. Nous n'en avons malheureusement pas fait l'étude histologique.

Le 9 septembre : hydrologie et biologie sans grands changements. D. gonocephala reste exceptionnelle dans le ruisseau, tandis que les D. subtentaculata "intermédiaires" continuent d'abonder au confluent, sous quelques centimètres d'eau tout contre la rive (B). L'aspect plus particulièrement vert qu'ont pris les pierres du fond du rapide et le développement intense des Algues filamenteuses nous incitent à un prélèvement à ce niveau. L'analyse y montrera un enrichissement notable en CO₂, preuve qu'à l'eau du fleuve vient se mêler son sous-écoulement, exsurgissant suivant le même mécanisme qui fonde le ruisseau. On peut encore affirmer que cette acidification appréciable,

* VENDEL (1925)

pour n'être autorisée que par la moindre dilution de l'apport hyporhéique (faible débit de l'étiage), revêt un caractère éphémère, ne saurait se maintenir au-delà des mois d'été (cf. l'étude des confluences).

Durant toute cette période estivale, la plus heureuse par sa température pour les Planaires d'aval, la population du point (C) sur la rive de l'Hérault a quadruplé par rapport à celle d'avril, mais jamais cependant D. subtentaculata n'y atteindra le développement de ses congénères "intermédiaires" de l'embouchure du ruisseau. Quant à la rive qui relie entre eux ces deux foyers démographiques, sa population demeure tout aussi clairsemée qu'auparavant.

Les crues d'octobre feront en quelques jours disparaître Algues et Planaires de la station, submergée et balayée ; disparaîtra avec elles le ressaut d'acidité mesuré le 9 septembre au niveau du rapide.

Le 5 novembre : rares D. gonocephala (ou subtentaculata de grande taille...?) dans le ruisseau à nouveau individualisé ; mais le reste de la station (B-C-D) s'avère totalement dépeuplé de ses Planaires.

En décembre 1961, de violentes crues bouleverseront les lieux.

Nous retrouverons notre ruisseau au printemps 1962, déplacé vers l'aval par delà les saules ; il reproduira dans sa biologie et son hydrochimie son cycle de l'année précédente à quelques variantes près (moins de courant, moins de D. gonocephala aussi comparées aux autres espèces).

Les deux années qui suivront modifieront encore à leur gré la physionomie observée en 1961... etc.

*

A ce stade de notre description, un premier BILAN ne s'impose-t-il pas pour dégager les traits dominants ?

... Du point de vue hydrologique un nouveau mécanisme de micro G. C. a été mis en évidence : la conjonction d'une brusque dénivellation (le rapide) et d'un niveau de recueil non perméable (les strates) aboutit à faire resurgir le sous-écoulement du fleuve que nous avons décelé tantôt à l'état pur et tantôt mêlé à l'épigée (dans l'embouchure ou le rapide). A peine plus sténo-therme que le fleuve (en C), cette eau hyporrhéique possède avant tout l'acidité carbonique et la plus grande minéralisation par quoi se caractérise l'hypogée, pour avoir lessivé à l'abri de l'atmosphère des sols biologiquement actifs.

... Du point de vue écologique, nous avons vérifié en passant certaines données acquises : ainsi la dilection variable des Planaires pour le courant (rhéophilie du groupe gonocephala-subtentaculata, le contraire pour les autres espèces), ainsi encore l'influence différenciée du facteur température (plus favorable à D. gonocephala au-dessous de 20° et pour les asexuées d'aval au-dessus de ce chiffre, d'où leurs évolutions inverses respectives entre avril et juillet)...

D'autres aspects pourtant et notamment de la faune centrée sur le ruisseau (A-B), ont retenu notre attention, qui paraissent moins explicables par les seules variations du courant ou du climat. Par exemple l'expansion circonscrite de D. gonocephala : une température

différente d'un ou deux degrés au plus de celle du fleuve voisin durant toute la période printanière réalise-t-elle une justification suffisante et valable de son attitude casanière (nous n'avons pas dit de sa survie estivale^{*}) ? Et pourquoi surtout l'habitus plus floride des espèces présentes dans le fleuve sous une moindre apparence, pourquoi ces tailles supérieures, l'aspect "intermédiaire" de D. subtentaculata, sa remarquable vivacité d'allure, les cocons plus volumineux et nombreux (D. lugubris)... ? La seule D. tigrina qui se refuse à cet étalage local de vanité le devant à n'en pas douter à l'hostilité du "froid" (en avril) et du courant.

Si la simple observation ne nous permet pas encore une réponse à ces questions, du moins autorise-t-elle l'hypothèse. Telle biocoenose d'Algues et de Planaires, singularisée de celle des rives environnantes par sa vitalité plus florissante, se manifeste dans le ruisseaulet et son embouchure : au moins autant qu'à une sténothermie des plus relatives, la responsabilité pourrait en incomber au caractère hypogée de l'hydrochimie.

Le ruisseaulet figurait le foyer démographique le plus spectaculaire de la station IV ; il en était un autre néanmoins plus discret dont l'étude se révéla tout aussi fructueuse.

* L'hiver n'entre pas en ligne de compte puisque noyant tout sous son débit.

L'observateur qui sur rive droite abandonne l'embouchure et le rapide (B) pour remonter le fleuve trouve d'abord après quelques mètres des eaux moins rapides, une grève d'énormes galets, et des Planaires infiniment rares (1 pour 15 pierres soulevées). Mais poursuivant toujours au long d'une eau riveraine toujours plus immobile en même temps que la taille des galets s'amenuise et que s'élève la proportion des éléments fins, il voit aussi s'accroître la fréquence des trois Dugesia ; nous avons dit le peuplement abondant de l'extrémité amont (C) de la plage sableuse à ce niveau (plusieurs Planaires par pierre). S'il enjambe enfin un affleurement rocheux (strate exsurgit) qui barre en ces confins la continuité de la rive (point D du schéma), il découvrira une population deux fois plus nombreuse encore sur quelques décimètres carrés de sable envahis par le chevelu radicaire d'un saule sus-jacent ; chevelu qui prend en émergeant dans l'eau l'aspect déjà évoqué de "racines flottantes" : épaisses, rectilignes et rouges.

A quoi imputer ce gradient démographique évident, la concentration progressive des Planaires, maxima en (C-D), qu'une exploration élargie vers l'amont ou l'aval nous montrerait exceptionnelle ? Deux explications se proposent aussitôt à l'esprit :

... l'hypothèse "courant" : le diamètre moyen, dégressif d'aval en amont, des roches de la grève rend compte avec fidélité de la violence parallèlement décroissante que doit revêtir le courant lors des crues d'équinoxes ; et il peut sembler normal dans ces conditions que les Planaires soient trouvées avec le maximum de fréquence là même où elles ont subi de la part du courant de moindres outrages...

En réalité le point (D) avec sa population double par rapport à (C) n'est pas abrité davantage. Quant aux zones surexposées du ruisseau et de son embouchure, elles n'en sont pas dépeuplées pour autant. En tout état de cause on ne décelait d'ailleurs plus, passé les premières crues d'automne, aucune Planaire ou presque, nulle part, et ce pendant plusieurs mois. Enfin n'y a-t-il pas lieu de s'étonner que D. subtentaculata, rhéophile notoire, choisisse pendant les basses eaux de la belle saison l'endroit le moins courant, si l'on excepte l'embouchure du ruisseau.

... l'hypothèse "nourriture" : une rhizosphère (D) offre à n'en pas douter plus de possibilités alimentaires (micro-organismes et débris) que du sable fin (C). Mais en quoi ce dernier serait-il mieux pourvu que les galets d'aval, ou plus démunis que la zone de confluence balayée par le fleuve ?

Ces mauvaises excuses permettent donc d'envisager une troisième hypothèse, celle d'une influence locale occulte hydrochimique, favorable à la vie de micro-organismes "aliments" sinon des Planaires elles-mêmes : nous avons nommé là un micro G. C.

Cette partie de la plage sableuse (C) qui s'adosse à la barre rocheuse nous apparaît effectivement en 1961 plus souvent humide et davantage qu'en aval immédiat. Imagination ou constat ? Le lecteur est en droit de concevoir des doutes...

Nous y observons aussi maintes fois Machaons ou Hyménoptères domestiques regroupés par dizaine sur mètre carré, et avides de cette humidité comme moutons d'une lavogne^{*}. Si cependant l'eau seule

* sorte de mares, artificiellement créées sur les Causses, pour abreuver les troupeaux.

était en cause dans cette avidité, pourquoi donc n'en venait-il aucun d'entre eux étancher sa soif sur cette bande de sable imprégnée qui frange d'ordinaire toutes rives ?

Des prélèvements d'eau hypogée (à 5 cm de profondeur) semblaient vouloir esquisser une réponse, hésitante (tabl. 23) : la grève à rhizosphère (D), préférée des Planaires, contenait deux fois plus de CO_2 que celle de sable en (C) à moins d'un mètre ; le ~~taux~~ s'abaissait encore vers l'aval - ce qui ne pouvait plus maintenant être porté au compte de la disparition des racines et de l'humus - avant de remonter ensuite en (B) à hauteur du rapide (résurgence hyporrhéique).

Il nous fallut attendre le printemps suivant (avril 1962) pour que s'objective naturellement sous nos yeux l'hypothétique flux hypogée. Après quelques jours d'une période pluvieuse suivie de mistral, quand le soleil et le vent avaient déjà asséché le sol sablonneux superficiel, on pouvait remarquer la persistance de larges auréoles d'humidité plusieurs mètres au-dessus de la grève, à l'affleurement sous l'éboulis terreux du pied de la montagne des bancs calcaires compacts. Les strates éversés servaient pour les eaux d'infiltration de lit de recueil et d'invite permanente à résurgir, condition sine qua non ici vu la pente relativement faible du talus (45°) ; leur pendage vers l'amont déviait en même temps et orientait ces effluves hypogées en direction des zones (C-D)- /fig. 23/.

"Signes" certains cette roche mouillée en larges placards et les délits marneux éplorés, les traînées ocres d'hydroxyde de fer : la montagne s'égouttait comme un fromage. "Signes" encore les maigres touffes de jonc éparses, insolites sur un roc nu exposé à la brûlure de midi, et avec elles le bouquet de saule solitaire au point déclive

(D), son chevelu flottant de racines rouges, effet tout autant que facteur d'un flux acide. "Signe" enfin ce carré de plage (C) que les trois mois d'été nous montrent envahi sur quelques mètres à peine par les Algues filamenteuses et colonisé par de médiocres herbacées aquatiques, habituées des sources ou rives suintantes^{*} ... etc.

Comme à Buèges III déjà, ce sont de "hautes eaux" hypogées, séquelle d'abondantes précipitations, qui en accroissant son débit émergé ont dénoncé l'affluence en reportant plus haut sur la pente (... plus "en amont") son jaillissement. Un assemblage hétéroclite de manifestations insignifiantes et diverses s'est alors ordonné comme par coagulation soudaine en un tout cohérent et significatif.

Le microbiotope (C-D) s'inscrit par conséquent au confluent avec le fleuve de multiples suintements de déclivité, cependant que vers l'aval la plage de largeur croissante et de grande perméabilité s'interpose pour interdire la poursuite de telle rencontre ; aussi bien la perte résultante l'est-elle à double sens : hydrologique (... de l'affluence sous les graviers) et écologique (... du bénéfice de cette dernière pour la biocoenose).

Car le micro G. C. nous semble bien l'explication la plus valable du rassemblement en (C-D) des diverses faune et flore, de la sous-population clairsemée alentour. Sans marquer d'une griffe aussi profonde la taille ou la fécondité des Planaires que ne le faisait le ruisselet (A), ce petit bout de plage suintant apparaît néanmoins comme privilégié en regard de la suite de la rive, comme un gîte d'élection.

* Mentha aquatica.

Et remarquons ici encore le caractère temporaire du micro G. C. : la moindre hausse de l'Hérault, fut-elle de quelques décimètres, suscitait en (C-D) courants et remous en place de l'eau immobile, qui "effaçaient à sa source" le suintement hypogée en tous cas n'épargnaient aucune des Algues et Planaires de l'été. Ainsi en février 1962, un prélèvement hyporrhéique ne contient plus que 0,24 mé de CO₂ en (D) pour 0,18 dans le courant sus-jacent, alors que nous y avions trouvé en avril 1961 (à l'étiage) 0,42 mé contre 0,12 dans l'eau épigée ; confirmation renouvelée d'un principe formulé précédemment : l'été accentue les contrastes quand l'hiver les adoucit...

La crue donc estompe le micro G. C. ; une sécheresse excessive ne serait pas moins annihilante.

*

Pour conclure cette longue observation de la station IV de l'Hérault, nous en retiendrons avant tout - outre l'illustration d'un mécanisme nouveau pour nous et assez fréquent de G. C. (la résurgence du sous-écoulement d'une rivière) - que la puissance de séduction des eaux hypogées semble bien concerner aussi les espèces "eurythermes" d'aval, au même titre que celles d'amont^{*}, que de telles affluences justifient en apparence les microbiotopes des unes comme des autres Planaires.

* Précision superflue : nous pourrions multiplier les exemples. Rappelons ici simplement pour les avoir déjà mentionnés les stations IV (Bugadière) et VII de l'Hérault, IX du Lez (Pont de Montferrier) avec D. tigrina D. subtentaculata, l'afflux encore de ces deux espèces associées à D. lugubris sur la rive de l'Hérault mitoyenne de la source du Buis (et suivante), etc...

A noter toutefois que si les divers microbiotopes étudiés nous ont permis de disjoindre dans l'espace l'influence des micro G. C. de l'action propre de la température sur les Planaires, la confusion persiste encore (dans le temps) entre ces deux facteurs, pour le conditionnement de l'évolution saisonnière. L'involution estivale constatée à plusieurs reprises tient-elle en effet à des températures excessives sublimitantes ou au tarissement de l'afflux hypogée ? Et la décimation en hiver ressort-elle des grandes crues délabrantes d'automne, du froid, ou de l'arasement par les hauts débits des micro G. C. ? ... La périodicité de ces derniers dépend trop étroitement des conditions climatiques (précipitations et température) pour qu'il soit facile de dissocier dans le déroulement des phénomènes biologiques observés ce qui pourrait résulter de la variation hydrochimique et ce que commandent les changements de l'hydrophysique.

En bref, le partage entrepris des responsabilités respectives progresse toujours davantage entre ces deux catégories de facteurs, sans avoir pourtant été tranché de façon définitive :

... A la TEMPERATURE serait dévolu un rôle dominant en matière de distribution des espèces dans l'espace et dans le temps (aussi bien qu'au COURANT, mais à un moindre degré).

... Au G. C. reviendrait au contraire d'influencer par son pôle hypogée, attirant ou bénéfique pour toutes espèces, la distribution des populations, encore que l'incidence apparaisse récessive de ce dernier facteur par rapport aux précédents (surtout le premier), si l'on veut bien nous tolérer tel abus de langage.

BILAN DE LA SECONDE PARTIE

Au terme de cette série d'observations par quoi s'achève l'étude du gradient carbonique dans les conditions naturelles, peut-être convient-il de dresser un bilan écologique de notre recherche, avant de poursuivre plus avant par une expérimentation destinée à confirmer et expliciter l'action exacte des G. C. sur les Planaires.

- 1. Grâce à l'instrument pratique et efficace mis au point pour la mesure du CO_2 libre dissous, nous avons pu tout d'abord analyser longuement "in vivo et in vitro" le gradient carbonique des eaux courantes, en dégager le concept.

Cette évolution stéréotypée, hydrochimique et pédologique, ubiquiste dans l'espace comme dans le temps, et modelée de la façon la plus profonde par les conditions climatiques (température, précipitations), ne s'identifie pas davantage d'un point de vue chimique aux variations du seul CO_2 libre qu'elle ne se réduit d'un point de vue écologique à un seul macrogradient déroulé depuis l'origine d'un cours d'eau : en même temps que de son CO_2 tout afflux hypogée s'appauvrit d'une série de minéraux associés ; aussi bien, le processus se reproduit dans un même cours géographique un nombre infini de fois (intrication de plusieurs), divers en intensité, mais fidèle toujours aux mêmes principes et donc semblable au sens mathématique du terme.

- 2. Si le conditionnement nous a semblé suffisamment établi d'une certaine flore aquatique par ces multiples gradients carboniques - intérêt euristique de la chose - rien de moins sûr pour la faune des eaux courantes, Planaires en particulier, assujettie en priorité selon toutes apparences aux deux facteurs température et courant.

Une première confrontation des variations hydrologiques et biocoenotiques au long de différents cours d'eau a conduit à dresser l'inventaire sommaire d'un certain nombre de coïncidences, sans que l'on puisse du fait de leurs multiplicité et superposition habituelles préjuger par la seule observation des rapports de causalité ; coïncidences entre d'une part plusieurs FACTEURS hydrologiques avérés ou éventuels : physiques (température, courant...), chimiques (oxygène, G. C....) ... et d'autre part divers EFFETS écologiques : faunistiques et floristiques (distribution des algues benthiques, des Planaires...), biologiques et physiologiques (développement, mode de reproduction, activité...) etc..., chacun susceptible d'ailleurs de devenir cause à son tour.

L'influence reconnue des conditions thermiques sur l'étalement des Planaires nous a cependant laissé entrevoir quelques contradictions : le fait par exemple que des températures d'aval plus élevées l'été, favorables et indispensables aux espèces dites "eurythermes", ne leur permettaient pourtant qu'une expression biologique comme amoindrie par rapport à ce qui se constate en amont (taille et maturation sexuelle, léthargie relative... cas exemplaire de D. lugubris dans l'Hérault et dans les sources). De telles contradictions ouvraient le champ à l'hypothèse d'une détermination autre que thermique, par l'hydrochimie notamment.

- 3. L'observation dans un second temps de nombreux MICROBIOTOPES trouvés centrés par des micro G. C., et dont était quasi exclue de jure et de facto une intervention différenciée du facteur température, a renforcé cette dernière hypothèse pour les Planaires étudiées, nous

* ... voire d'autres groupes zoologiques.

a permis de pousser plus loin notre avantage : le clivage entre effets thermiques et hydrochimiques (éventuels) des eaux hypogées.

Ainsi avons-nous montré comme étant en relation habituelle avec les eaux naissantes (les plus riches) un certain nombre de manifestations pour lesquelles un conditionnement par la seule température apparaît pour le moins douteux : la survivance élective de Planaires en butte à l'adversité des éléments (crues, ou eau stagnante, froid et chaleur excessifs en des stations marginales du biotope climatique...), une plus grande fécondité ou densité de leurs populations (rassemblements), une croissance et un développement plus achevés, une meilleure activité sensitivomotrice... etc, etc.

Ce "syndrome physico-biologique des eaux naissantes", élargué des effets thermiques - le terme nous semble recevable en ce qu'il ne préjuge toujours pas des causes - a été défini de façon suffisante par nos observations écologiques pour que l'on puisse maintenant aborder l'étape décisive et dernière de cette étude : l'expérimentation. A elle, il incombera de transformer les présomptions en certitudes, de vérifier les hypothèses échafaudées chemin faisant, de rattacher formellement au G. C. cet ensemble de faits, tout en permettant par la même occasion une meilleure délimitation du champ d'influence propre de la température.

*

*

*

TROISIEME PARTIE : EXPERIMENTATION SUR LE G. C.

- Action Physiologique : tropisme, activité, métabolisme.
- Action Biologique (directe) : mortalité, développement,
toxicité du CO₂ libre.
- Action Ecologique (indirecte) : microflore et alimentation.

CHAPITRE PREMIER : Introduction à l'EXPERIMENTATION*

=====

Principes et méthodes

-
- 1°) Questions posées : l'influence du G. C.
 - ... directe, par voie tégumentaire, de l'hydrochimie (CO_2) sur la physiologie ou la biologie ?
 - ... indirecte, par voie digestive, d'une alimentation (O. E.) elle-même dépendante du G. C. ?
 - 2°) Procédés et dispositifs utilisés :
 - Caractères communs et différentiels des élevages couplés : biocénose, hydrophysique, hydrochimie...
 - Le problème majeur des différences (parasites) d'oxygénation.
 - 3°) Conduite et résultats des élevages :
 - Fidélité aux conditions naturelles.
 - Différenciation "en parallèle" ou "en série".
 - Journal, et expression chiffrée.
-

* Annexe XVI : Index récapitulatif des expériences citées.

I - QUESTIONS POSEES A L'EXPERIMENTATION

Tout au long et en conclusion de nos observations écologiques, peut-être avons nous trop affiché notre souci de "démarquer" de celle de la température l'influence propre du G. C. sur les Planaires; ce faisant nous négligions certainement d'apprécier avec exactitude le contenu éventuel et les limites de ce conditionnement hydrochimique. Or c'est tout cela à la fois que nous allons maintenant demander à l'expérimentation : la confirmation d'un diagnostic étiologique et différentiel ("les aspects décrits relèvent bien du G. C., et non de la température dont les effets sont autres"...) et l'affirmation d'un diagnostic positif ("tels sont ces différents aspects, et non tels autres"...).

Les questions posées sont nées plus précisément d'impressions suscitées par l'observation écologique, et reconsidérées à la lumière de diverses notions théoriques plus générales de biologie ou de physiologie. Ces impressions nous les avons déjà partagées au lecteur : que les Planaires semblaient attirées par les eaux naissantes, stimulées par elles et plus vivaces, plus dynamiques en leur sein et en meilleure condition pour survivre, se développer, se multiplier, etc...

Quant aux notions théoriques, elles nous ont suggéré quelques grands axes de recherche, selon quels mécanismes notamment le G. C. serait susceptible d'influencer un être vivant aquatique primitif. Par exemple :

- 1/ Dans l'importante variation d'équilibre acido-basique du milieu extérieur que réalise le G. C., l'un des deux termes de cet

équilibre, le CO_2 , est éminemment hydro-liposoluble et diffusible sans difficulté aucune à travers une paroi tégumentaire protéolipidique à vocation respiratoire (cela au contraire des ions métalliques alcalino-terreux, lourds et hydrophobes). D'où la possibilité d'un retentissement sur l'équilibre acido-basique intérieur de l'animal, sur ses échanges respiratoires, son métabolisme dont le CO_2 figure l'aboutissant biochimique ultime, sur le système nerveux enfin et son activité sensitivo-motrice que l'on sait au moins chez l'Homme non indifférents au taux de CO_2 sanguin, etc... Bref, une large éventualité d'effets physiologiques, immédiats, ou biologiques, médiats.

Un rôle secondaire pourrait ici revenir dans le conditionnement des échanges carboniques aux colloïdes minéraux pseudo-dissous présents dans les eaux émergentes, qui s'ils ne sont pas eux-mêmes diffusibles ont toutefois capacité pour contracter avec divers ions des liaisons "physiques" passagères, et partant pour perturber leur cinétique, "masquer" par exemple des doses toxiques.

- 2/ Autre mécanisme d'action à envisager pour le G. C. : la nutrition, avec mise en jeu de la voie digestive. L'appauvrissement global et progressif du milieu qu'il implique, de l'hydrochimie et par voie de conséquence de la microflore, dont il pourvoit en exclusivité à l'alimentation organique (CO_2) et minérale (oligoéléments métalliques indispensables en particulier), ne peut que retentir à son tour sur la faune hébergée qui s'en alimente directement ou indirectement ("Affamez les rat... leur fécondité s'en ressentira...").

En définitive et sur ces bases, les questions posées à l'expérimentation ont été regroupées, pour la clarté de l'exposé, sous trois chefs que nous aborderons successivement :

- 1).. le G. C. est-il influent sur la PHYSIOLOGIE des Planaires, directement par son hydrochimie, et selon quelles modalités ?
- 2).. de la même façon le G. C. exerce-t-il une influence directe sur leur BIOLOGIE ? Au lieu d'effets fonctionnels et immédiats, la mise en évidence recherchée ici sera celle d'une différenciation organique, à long terme, tant des individus que des populations dispersés au long du G. C.
- 3).. le G. C. enfin est-il ECOLOGIQUEMENT actif ? nous voulons dire : capable de modifier le milieu, la biocoenose en particulier, de telle sorte qu'à leur tour les Planaires en soient (biologiquement) conditionnées, mais cette fois de façon indirecte.

II - PROCEDES ET DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX

Après les questions, les moyens mis en oeuvres pour y répondre, autrement dit le schéma général de nos élevages expérimentaux.

Tous étaient bâtis sur le même canevas : couplés, et identiques (en principe) à tous points de vue, l'acidité carbonique exceptée ; du premier, sous la désignation générique A, l'eau possédait les caractères de l'amont, et l'eau du second B ceux de l'aval. Une quelconque différenciation physiologique ou biologique des Planaires survenant dans ces conditions pouvait alors aisément être rapportée au G. C.

A - Caractéristiques communes aux deux élevages couplés :

- a) la Biocoenose : quatre espèces et races de Planaires, objets de nos observations, ont servi de matériel d'expérience : P. felina, D. gonocephala, D. lugubris, et D. subtentaculata. Aux trois premières le mérite insigne de pouvoir être facilement récoltées dans les sources en toutes saisons pour notre approvisionnement ; à D. lugubris celui de supporter en apparence impunément l'absence d'agitation de l'eau. D. tigrina avait le défaut d'être quasi introuvable l'hiver, d'où notre préférence pour D. subtentaculata comme espèce d'aval, qui subsistait malgré tout en cette saison néfaste aux confins agités de certaines sources riveraines comme celle du Buis.

Les expériences portaient en principe sur des individus de même taille, récoltés au même moment et en même lieu. L'âge variait, allant de cocons ou Planaires nouvellement écloses au laboratoire aux adultes de la taille maxima, récoltés au sein d'une population.

Outre les Planaires nous avons joint parfois aux élevages des Gammarès, des galets encroûtés d'Algues épilithiques, etc...

Le problème de l'alimentation des Planaires fut habituellement résolu au moyen de Gammarès (par exemple sur la base d'un exemplaire pour 2 Planaires, et une durée de 48 h) ; récoltés dans des sources, ils étaient conservés quelques jours au plus dans une eau à 6-8°, et sectionnés d'un coup de pince au moment des repas, fournis souvent aux premières heures de la nuit où les Planaires partent spontanément en chasse.

- b) Le Milieu Physique : des réipients en verre remplis d'eau, de capacité variable : tantôt cristallisoirs de 2 à 8 litres obturés par des couvercles de contact en polythène montés sur 3 à 4 flotteurs (fig. 11 ou 24), tantôt bocaux de 1 litre "à conserves ménagères", munis d'une fermeture mécanique à joint de caoutchouc. Dans la mesure du possible, pour éviter dans de tels milieux confinés des sous-oxygénations nuisibles et des souillures organiques trop prononcées, la capacité des réipients étaient en rapport avec la température d'élevage, l'abondance de la population, la fréquence de renouvellement de l'eau, etc...

- Eclairage : parfois obscurité totale (par exemple élevage au frigidaire), parfois lumière du jour mais toujours indirecte, soit par exposition au Nord, soit dans une pièce semi-obscur éclairée par un soupirail. Ce facteur ne nous est pas apparu d'une importance primordiale.

- Courant : réalisé de façon permanente chaque fois que la chose nous fut matériellement possible, par un barreau aimanté plastifié de 20 ou 30 mm maintenu en rotation grâce à un agitateur magnétique* du type utilisé par les chimistes pour la titrimétrie. Une pierre au fond des bacs ou les flotteurs des couvercles complétaient le dispositif en suscitant contre-courants et tourbillons (principe de certaines machines à laver), en même temps qu'ils pouvaient servir pour les Planaires d'abris éventuels ; une gamme variée et étendue d'intensité s'offrait ainsi à elles et donc la possibilité de trouver une agitation de l'eau à leur meilleure convenance. Cette agitation, contrairement aux conditions d'éclairage, nous a semblé capitale, tant pour la parfaite homogénéisation chimique du milieu que pour la respiration et le tonus de cette faune rhéophile.**

* non en contact avec le réipient pour éviter l'échauffement.

** 1.3

- Température : habituellement peu variable en intérieur, à 2 ou 3 degrés près. Nous ne disposions pas plus de locaux à température constante que de la possibilité matérielle de créer des conditions thermiques données. C'est au contraire en déplaçant nos élevages (laboratoires chauffés, ou caves fraîches en été et davantage sténothermes) ou bien en opérant à diverses époques de l'année, que nous avons expérimenté à différentes températures directement inspirées des chiffres moyens observés dans les conditions naturelles, en hiver, été ou demi-saison. De même, faute de moyens nous permettant d'adapter la température aux besoins de l'espèce en expérience tels qu'ils ont été définis dans la première partie de notre exposé, avons-nous souvent fait l'inverse : choisi la Planaire convenable pour la température disponible. Paul FEVAL par la bouche d'un de ses héros ne formule pas d'autre règle de conduite...

- c) Le Milieu Chimique : l'eau d'alimentation des bacs d'élevage provenait de différentes sources : Fontaines du Four ou Rigal à St-Guilhem-le-Désert (de composition sensiblement identique à la resurgence du Verdus : tableau 17), source du Buis sur les rives de l'Hérault (tableau IX), source du Lez enfin (tableau 17). Branchement dans ce dernier cas sur le réseau de distribution urbaine de Montpellier, et dans les trois autres récolte et transport par des jerricans en matière plastique, stockage à basse température et utilisation la plus précoce possible pour limiter les processus d'oxydation impossibles à stopper. Le maintien jaloux de l'eau à l'abri du contact de l'air depuis la récolte jusqu'à l'utilisation (bouchons, couvercles) permettait par contre de contrôler efficacement la diffusion du CO_2 et ses conséquences pour le G. C.

- La pollution de l'eau, et la consommation microbienne de son oxygène dissous, étaient combattues en particulier par le nettoyage des reliefs alimentaires (siphonnage) dans les 12 heures suivant les repas. Par ailleurs, pour avoir cru remarquer à l'examen microscopique de l'enduit encrassant le fond des bacs d'élevage une plus grande abondance de champignons et protozoaires dans les réipients ventilés par une micropompe, nous avons pensé à l'éventualité d'une souillure par des spores et germes véhiculés par l'air pulsé (le barbotage ne réalisait-il pas en effet une mise en contact intime de l'eau avec un volume d'air quotidien de l'ordre de 700 litres !). Cette souillure fut prévenue par une filtration de l'air au sortir de la micropompe sur un tampon de coton hydrophile assez compact (et fréquemment renouvelé), ou bien encore par un barbotage préalable dans une solution de permanganate de potassium.

- Le renouvellement de l'eau était pratiqué dans les élevages à alimentation périodique à intervalle moyen de 48 heures, plus fréquemment aux températures estivales et l'inverse à basse température. Dans les "débits continus" au contraire (fig. 11), celui-ci par nycthémère était de l'ordre de 1 à 2 fois la capacité totale des bacs (15 à 25 litres).

B - Caractères de différenciation des élevages couplés :

Il s'agissait fondamentalement des principaux éléments du G. C. qu'expérimentation et analyse hydrochimique ont mis en évidence : le CO_2 libre (et le pH), l'alcalinité bicarbonatée (TAC) et le fer dissous (ferreux). Tantôt la différenciation, portant simultanément sur l'ensemble, reproduisait le G. C. naturel, et tantôt, pour mieux cerner les responsabilités respectives, ne concernait que l'un ou deux d'entre eux.

De toutes façons, l'erreur serait grave de réduire la réalité du gradient aux seuls éléments contrôlés. L'étude que nous en avons faite précédemment a montré en effet, outre la valeur "essentielle" des concentrations dosées, leur valeur indicative pour d'autres éléments non contrôlés du G. C. (par exemple une baisse du TAC consécutive à ventilation traduit la précipitation, mais implique aussi la disparition quasi-totale des silico-aluminates et surtout du fer dissous). Nous avons donc à tout instant extrapolé largement (ou interpolé) à partir du donné ou du connu : techniques employées, teneurs dosées, dépôts constatés... utilisé comme jalons.

Par ailleurs les procédés divers destinés à induire expérimentalement un G. C. ou bien encore leur utilisation prolongée n'étaient pas sans introduire parfois une différenciation parasite, distincte du G. C., ou secondaire : oxygénation, température, alcalinité, dépôts, microflore... Il en est résulté pour nous la nécessité de contrôler les résultats biologiques acquis, avant de les mettre au compte du G. C., en renouvelant semblable expérience avec un procédé différent, afin d'exclure ces parasites du déterminisme éventuel.

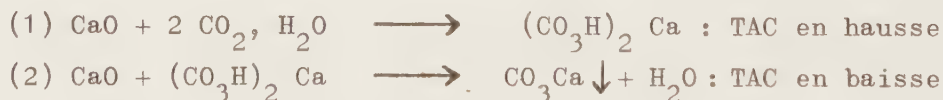
- a) Le CO_2 libre (et le pH) : dans la grande majorité des cas nous sommes partis d'une eau naturellement riche en CO_2 dissous, en l'espace eau de source captée à l'émergence (Lez), ou recueillie, transportée et stockée en récipient clos.

La décarbonisation secondaire de cette eau était réalisée de la façon la plus habituelle, et naturelle, par la diffusion du CO_2 : aération simple, mise au contact de l'air ou ventilation, par un aérateur d'aquarium (du même type, "Belbul", que celui utilisé à l'occasion du dosage de CO_2). Dans l'un ou l'autre cas, une température relativement élevée et surtout l'agitation de l'eau accéléreraient considérablement le processus. La ventilation était permanente

parfois doublée à basse température ou pour un débit rapide, dans les élevages à alimentation continue (du type : fig. 11) ; deux à trois heures de ventilation préalable suffisaient au contraire dans ceux à renouvellement périodique de l'eau.

Particulièrement lorsqu'elle était poursuivie de façon continue et intense (et à chaud), cette décarbonisation naturelle produisait dans le bac B (aval) un dépôt croissant de calcaire, le modifiait secondairement par conséquent d'un point de vue pédologique. Mais elle avait surtout l'inconvénient d'introduire une différenciation "parasite", quant à l'oxygénation.

- Aussi avons-nous utilisé avec une fréquence presque égale un autre procédé, chimique, de décarbonisation dépourvu (croyons-nous) de cet inconvénient. L'eau de source était additionnée d'une certaine dose initiale d'eau de chaux à saturation - quantité calculée la première fois sous contrôle du pH - qui la débarrassait de son CO_2 en excès avec légère augmentation, de l'ordre de 10 %, du TAC primitif (réaction 1) ; en forçant légèrement la dose, on pouvait même rendre l'eau incrustante et par là limiter ou annuler secondairement cette variation de l'alcalinité (réaction 2).



De petites quantités quotidiennes ou biquotidiennes pouvaient être surajoutées par la suite, qui neutralisaient les apports respiratoires de CO_2 .

Ce procédé, s'il avait sur le précédent l'avantage de ne pas être à l'origine d'un gradient d'oxygénation initial, pouvait

perturber le TAC et surtout nous donnait parfois des résultats inconstants avec des eaux riches en silicates, conséquence de phénomènes d'adsorption-absorption (rétrogradation) et des propriétés "tampon" de ces colloïdes.*

- Dans une dernière catégorie de cas enfin, nous avons artificiellement recarbonisé une eau de source préalablement débarrassée de son CO_2 par ventilation. Pour ce faire, cette eau ventilée, mise en récipient hermétique rempli aux 9/10, était abandonnée 24 à 48 h. en présence d'une quantité convenable de CO_2 gazeux, injecté à la seringue par le bouchon en caoutchouc du récipient ; la mise en solution du gaz se trouvait naturellement réalisée passé ce délai grâce à sa haute solubilité. La quantité de CO_2 ajoutée** ayant été prévue pour obtenir une légère surcarbonisation relativement aux taux souhaités, voisins par choix des chiffres naturels, il ne restait qu'à diluer à la demande avec la première eau simplement ventilée.

Ce procédé respectait le TAC, et mettait à égalité (100 %) les taux d'oxygène dissous en A et en B, mais la ventilation initiale amputait irréversiblement l'eau d'amont de ses colloïdes et autres éléments liés à la présence du CO_2 dissous ; pour cette raison ou toute autre, inconnue, l'opération se solda par des résultats imprévus.***

* DEMOLON, p. 311 et 318.

** 1 mé correspondait à environ 11 ml de CO_2 , soit de fabrication industrielle : en obus, soit préparé par réaction chimique : de l'acide tartrique sur du bicarbonate de Sodium - (cf. 2.1.3.).

*** 3.3.2.

Synthèse si l'on peut dire de deux procédés précédents, nous avons pratiqué aussi la ventilation d'une eau de source sous une atmosphère enrichie en CO_2 pour se trouver sensiblement en équilibre avec elle, et lui éviter de la sorte perte ou gain de ce gaz. Cette méthode, qui possédait l'avantage de porter presque à saturation l'oxygénation tout en respectant à peu près la carbonisation naturelle, avait contre elle malheureusement de nécessiter un appareillage complexe (celui de la fig. 10, utilisé pour le dosage de CO_2) et surtout des manipulations répétées ; aussi ne fut-elle employée que rarement (exp. 12.09.1962 au chap. 3).

- b) Le Fer : les eaux de sources calcaires utilisées étaient naturellement pauvres en fer, pauvreté aggravée encore par le réchauffement en cours de stockage ou d'élevage ; aussi les avons-nous parfois enrichies en ce métal.

Une eau de source, ou de citerne (faiblement minéralisée), était artificiellement surcarbonisée par la méthode indiquée plus haut, et une éponge de laine d'acier pour usage domestique y était mise à macérer dans des conditions de températures inférieures à 10° . Périodiquement ("débits continus") ou à chaque renouvellement, les élevages d'amont étaient additionnés d'une faible quantité (100 à 500 ml) de cette macération riche en bicarbonate ferreux, prélevée par décantation. Ce fer s'éliminait ensuite de lui-même avant le bac B, dans les élevages du type "à débit continu", par oxydation et précipitation.

- c) Les bicarbonates alcalino-terreux : TAC tantôt identique en A et B, tantôt plus ou moins dégressif en B selon la température et l'intensité de la ventilation, tantôt enfin et exceptionnellement inversé ($B > A$) dans certains cas de décarbonisation par l'eau de chaux.

Pour créer un gradient portant exclusivement ou principalement sur le TAC, nous avons procédé de façon habituelle en diluant l'eau de source soit par de l'eau distillée (25 à 33 % du total), soit par la même, bouillie, refroidie puis agitée (pour réoxygénation), avec ou non recarbonisation artificielle. Selon le cas, la dilution intéressait la totalité des substances dissoutes mais principalement le TAC figurant 90 % du total, ou exclusivement CO₂ et TAC, ou même le TAC seul en cas de recarbonisation.

*

Mais cette différenciation carbonique fondamentale des élevages A et B pouvait avoir nous dit se compliquer d'autres, secondaires ou parasites, dont nous avons dû nécessairement tenir compte dans l'interprétation des résultats expérimentaux.

Nous passerons rapidement sur les modifications secondaires des élevages, inhérentes par exemple au maintien durable d'un G. C. dans les mêmes récipients : d'ordre pédologique (la paroi de verre lisse se recouvrait en B d'un enduit rugueux calcaire) ou d'ordre écologique (développement en A d'Algues encroûtantes, sur certains substrats...). Le plus préoccupant pour nous, et de beaucoup, fut sans conteste les différences d'oxygénation, soit consécutives à une aération différente en A et B, soit comme nous l'allons voir plus loin provoquée par l'influence même du G. C. sur la respiration des Planaires. Avec les procédés de décarbonisation et types d'élevages utilisés, nous avons été affrontés de ce point de vue à trois sortes d'éventualités :

- 1/ Elevages à débit continu, avec ventilation permanente de B :

Ici les taux d'oxygène se maintenaient à saturation en "aval", oscillant en A autour de 50 % (taux moyen qui dépendait évidemment beaucoup du débit et de la température). D'après la plupart des auteurs, ce dernier chiffre de concentration est encore sans influencer la respiration et le métabolisme des Planaires ; mais la marge de sécurité était évidemment fort étroite en A qui pouvait s'annuler par exemple au moindre fléchissement du débit^{*}, accablant alors tant pour les concentrations liminaires que pour les utilisateurs.

- 2/ Elevages à renouvellement périodique de l'eau, préalablement ventilée en B :

Le décalage des oxygénations respectives de l'ordre de 25 % à l'origine (75 % environ en A contre 100 % en B) était dans ce cas moindre, et ne pouvait - en principe - que se maintenir constant, les consommations devant être équivalentes de part et d'autre. Une inégalité des situations pouvait cependant devenir effective pour les Planaires, au préjudice de A ; si le renouvellement de l'eau tardait à intervenir, l'oxygénation décroissante atteignait en A des concentrations critiques, qui de façon anticipée y portaient ombrage au métabolisme et partant à toutes les activités vitales.

- 3/ Elevage à renouvellement périodique de l'eau, avec A ventilé recarbonisé, ou B décarbonisé par la chaux :

Au contraire des précédents, ces élevages étaient seuls à posséder semblable taux d'oxygène initial (selon le cas, 100 ou 75 %

* par exemple consécutif au colmatage de "goulots d'étranglement" dans la circulation par les colloïdes minéraux floculés (eau de la source du Lez).

environ). Ils paraissaient donc résoudre - en théorie - le problème posé, n'était l'éventualité à craindre d'une différence de consommation par les Planaires, en rapport avec le G. C. Or la suite nous montrera la réalité de ce phénomène, aussi bien que notre impuissance technologique à surmonter une telle différenciation secondaire des concentrations en O_2 .

Comme dans la catégorie précédente d'élevages (dont la différenciation primitive s'aggrave encore par conséquent de ce processus secondaire) nous ne pouvions que compter sur l'indifférence des Planaires pour des taux d'oxygène supérieurs au seuil critique, et pallier l'inégalité, à défaut d'y remédier, en changeant l'eau le plus fréquemment possible, avant que ne soit atteint ce seuil d'oxygénation. Malheureusement, pour des raisons d'ordre pratique, nous n'avons pas toujours agi de la façon la plus souhaitable.

Il convient de préciser, pour compléter ces généralités sur l'oxygénation de nos élevages, que dans ceux réalisés en cristallisoirs et isolés de l'air par couvercles flottants l'étanchéité était loin d'être rigoureuse : un jeu de 4 à 5 mm entre couvercle et paroi correspondait pour les plus grands récipients à une surface libre de 40 à 50 cm². Cette surface représentait fort peu au regard des 8 litres d'eau à oxygéner, mais beaucoup cependant si l'on tenait compte du brassage incessant réalisé par l'agitation. Pour avoir en quelques occasions négligé de renouveler l'eau en temps opportun, nous avons observé le rassemblement des Planaires au niveau de ces "souponnaux d'aération", preuve de leur efficacité réduite sans doute mais certaine ; le caractère d'exception de telles manifestations parlait cependant en faveur d'une oxygénation habituellement suffisante.

En définitive le maintien dans tous nos élevages couplés d'une oxygénation identique de part et d'autre nous fut une préoccupation permanente, autant dire jamais une situation de fait. Dans la règle, celle-ci consistait en un gradient de concentration d'oxygène, toujours dégressif de B vers A,^{*} conséquence complexe du procédé mis en oeuvre pour susciter le G. C. et de l'influence de ce facteur sur le métabolisme des Planaires.

Les élevages A étaient donc toujours les plus défavorisés et menacés d'une sous-oxygénation préjudiciable, les premiers aussi à en souffrir ; cette situation explique à nos yeux un certain nombre de nos expériences aux résultats douteux voire négatifs, qui témoignaient de conditions respiratoires meilleures dans l'eau B, la moins carencée en oxygène : conclusion que personne ne viendra mettre en doute, mais sans intérêt quant au G. C.

Par contre - et c'est par ce point capital que nous voudrions terminer - d'autres expériences ont montré dans les élevages A, et malgré leur moindre oxygénation relative, des aspects physiologiques et biologiques positifs qui l'emportaient par comparaison avec les élevages B ; porter ces bénéfices au crédit de la sous-oxygénation nous aurait paru confiner à l'absurdité, aussi sans hésitation aucune les avons-nous imputé au compte du G. C.

* le même que dans les conditions naturelles ; mais là au contraire de nos élevages, la température et le renouvellement incessant de l'eau excluent toute possibilité de carence.

III - CONDUITE ET RESULTATS DE L'EXPERIMENTATION

D'une façon générale dans la conduite de nos élevages, nous nous sommes fait une loi de respecter - pour autant que la chose fût matériellement réalisable - les conclusions de notre étude initiale des principaux facteurs influant sur la vie des Planaires, aussi bien que celles de nos propres observations écologiques. Toujours nous nous sommes efforcé de serrer au plus près les conditions naturelles ; ainsi l'agitation de l'eau ou la température étaient autant qu'il se pouvait reproduites ou choisies, qui dans la nature paraissaient convenir au mieux à l'espèce de Planaire en expérience. Ainsi encore, lorsque pour l'un de ces facteurs écologiques nous nous écartions de "l'optimum vital", restions-nous toujours en deçà des limites extrêmes observées "in vivo".

Souvent au cours d'une expérimentation nous avons voulu modifier plusieurs facteurs à la fois ; nous procédions alors soit en menant de front toute une série d'élevages, ne différant chacun que par une variable (système d'équation à plusieurs inconnues) soit encore, si les effets attendus devaient être perceptibles dans l'immédiat, en introduisant pour un temps limité dans la suite de l'expérience chacune des modifications, à tour de rôle.

Pour chaque élevage, nous tenions un "journal" consignant au jour le jour ou de façon tri-hebdomadaire d'une part toutes mesures et dosages de contrôle effectués pour définir les conditions de vie, et toutes observations sur les Planaires d'autre part d'ordre physiologique ou biologique. Parfois certaines impressions se dégageaient à la longue d'une gangue opaque d'obscurité, pour lesquelles nous nous efforcions alors de trouver une expression chiffrée : en

comptabilisant ce qui pouvait l'être. Mais dans d'autres cas - et la chose ne nous paraît pas sans intérêt - nous avons interrompu avec un sentiment d'échec complet des expériences de plusieurs mois sans que se soit dessinée à nos yeux la moindre orientation ; et c'est alors l'arithmétique seule, quelquefois avec un recul de nombreuses semaines, qui grâce à un dénombrement exact ou la réduction à un même dénominateur ou bien encore une transcription en pourcentage, a mis en lumière des résultats concluants mais indiscernables sous la scorie quotidienne.

*

*

*

CHAPITRE SECOND : EFFETS PHYSIOLOGIQUES DU G. C.

- tropisme - activité - métabolisme -

- 1^o) CHIMIOTROPISME

- par rapport à l'eau d'aval aérée, l'amont est attractif pour les Planaires (et les Gammare) : Intervention de $/CO_2/$, $/HCO_3^-/$, probablement des colloïdes dissous, mais non de $/Fe^{++}/...$
- des conditions défavorables de température ou de courant peuvent annuler ou inverser les réactions tropiques,
- ... mais NON la pédologie, la microflore (alimentaire ?), la lumière, le jeûne ou la satiété, un faible écart thermique, et surtout une sous-oxygénation même grave.

- 2^o) ACTIVITE et GEOTAXIE dans le G. C.

- en eau d'amont les Planaires se montrent excitables et actives plus souvent, en plus grand nombre, plus intensément et longuement - Effet plus manifeste à froid qu'à chaud, et peut-être aussi davantage pour P. felina que pour D. gonocephala...
- Géotaxie négative plus accusée en Amont qu'en Aval, sous l'influence conjuguée du déficit en O_2 et de la richesse en CO_2 ; mais le mécanisme demeure incertain de l'action du G. C. : directe et distincte de celle de l'oxygène, ou indirecte, en induisant une différenciation de l'oxygénation ?

- 3^o) RESPIRATION et METABOLISME dans le G. C.

- Les oxydations se ralentissent à mesure que l'eau en aval perd son CO_2 libre ; métabolisme au plus bas, par rapport à l'amont, dans les eaux incrustantes.

CONCLUSIONS : - Cohérence des effets physiologiques du G. C. : l'amont est attractif, qui favorise aussi activité et métabolisme (... survie et développement : effets biologiques !).

- Valeur générale* : pour d'autres invertébrés, ... pour les vertébrés : le "mal des montagnes" (hypoxie compliquée d'hypocapnie) n'est pas sans analogie, en inversant l'ordre de ses constituants, avec le "mal des eaux d'aval".

* Au moment où nous mettons sous presse, nous nous devons de signaler l'important travail de H. LABORIT (1966) qui corrobore et éclaire par la biochimie l'essentiel de nos conclusions expérimentales (activité, métabolisme, survivance, croissance, toxicité du CO_2).

I - CHIMIOTROPISME DANS LE G. C.

Les observations faites dans la nature nous avaient suggéré l'hypothèse d'une attirance exercée par les eaux hypogées naissantes sur les Planaires, attirance supposée en rapport avec les propriétés chimiques et non thermiques de ces eaux. Notre expérimentation s'est efforcé d'en confirmer ou infirmer le bien-fondé.

*

Expérience 08.01.63

Première en date des expériences réalisées dans cette perspective de recherche, elle utilisait un long tube de verre de 30 mm de diamètre obturé en ses deux extrémités, et pourvu d'un dispositif médian permettant d'interrompre momentanément la communication entre les deux moitiés en même temps que d'introduire des Planaires.

L'expérience se déroulait alors de la façon suivante :

- 1) on remplissait chaque moitié du tube, respectivement, par de l'eau de source (A) et par la même ventilée (B) à température identique ;
- 2) puis dix P. felina étaient introduites en son milieu et la communication rétablie, sans agitation aucune, entre les deux moitiés du tube.

Le G. C. ainsi créé de A vers B ne pouvait avoir qu'une durée éphémère ; l'immobilité de l'eau et le diamètre du tube, faible relativement au volume, ralentissaient seulement une diffusion trop rapide. Quant aux Planaires placées dans cette situation, elle auraient

dû avec une probabilité égale se diriger vers l'une ou l'autre extrémité du tube ; en fait, leur dénombrement de part et d'autre de la ligne médiane, effectué de 5 en 5 minutes, et le total des distances parcourues depuis leur point de départ démontaient dans une série d'essais toutes prévisions basées uniquement sur cette probabilité mathématique.

Résultats :

Pour une dizaine d'essais pratiqués à la température de 10°, nous avons obtenu des résultats que nous résumons comme suit :

- 1) durant les 15 premières minutes, les Planaires étaient légèrement plus nombreuses à se diriger vers l'extrémité A (3, contre 2 vers B), et la distance moyenne parcourue dans cette direction l'emportait également (17 cm par Planaire, contre 12 cm dans la direction opposée).
- 2) au-delà des 30 premières minutes : les différences constatables entre A et B n'avaient plus rien de systématique et tendaient vers zéro, tandis que la plupart des Planaires s'étaient immobilisées.

Bien que paraissant dessiner une orientation nette, ce type d'expérience par trop sommaire prêtait le flanc à de nombreuses critiques :

... Le G. C. n'avait qu'une durée éphémère, d'autant plus que les mouvements tourbillonnaires des cils tégumentaires des Planaires n'étaient pas sans activer le brassage.

... Le trop faible volume du liquide en permettait aussi une modification rapide (appauvrissement en O₂, enrichissement en CO₂).

... L'absence de courant contredisait formellement les habitudes de P. felina que l'on sait stimulée par le mouvement de l'eau.

... Le nombre enfin de ces Planaires n'était-il pas insuffisant pour autoriser des conclusions valables d'un point de vue statistique ? ... etc...

Aussi nos expériences ultérieures se sont-elles efforcées de surmonter l'une après l'autre ces diverses insuffisances :

... en opérant sur un plus grand nombre de Planaires.

... dans une eau normalement agitée, et en quantité suffisante pour n'être pas trop gravement influencée par la présence des Planaires.

... enfin avec un G. C. durable sinon permanent.

Tous ces objectifs nous ont semblé atteints dans l'expérimentation princeps que nous allons maintenant décrire, où se manifeste sans équivoque l'existence d'un chimiotropisme des Planaires, fondé sur le G. C.

Expérience 23.11.63 (fig. 24 et 25,a)

Principe : Deux récipients A et B juxtaposés, au contenu identique (population et eau) sauf du point de vue carbonique, étaient mis en communication par un siphon de faible diamètre praticable par les Planaires. L'absence de courant entre eux deux (qui excluait d'emblée un rhéotropisme) et la section minime du siphon réduisaient à fort peu le mélange entre les deux eaux.

Le champ d'errance offert aux Planaires par chaque récipient (surface intérieure du cristalliseur, de son couvercle et des flotteurs) était de l'ordre de 3 000 cm², et la section de la "porte de communication" inférieure à 2 cm², soit environ 1/2 000ème de cette surface ; ce chiffre exprimait assez bien la probabilité mathématique pour chaque Planaire, en A comme en B, de découvrir cette

poterne dérobée (ce qui ne signifiait pas pour autant d'ailleurs : de l'emprunter). La médiocrité donc de l'échappatoire prédisposait à la conservation de "l'ordre établi", au maintien du statu quo ante : "chacun chez soi".

Les Planaires réparties à l'origine en nombre égal de part et d'autre étaient après une durée suffisante décomptées à nouveau dans chacun des récipients : A "amont" et B "aval". La persistance d'une répartition équilibrée entre A et B aurait traduit l'indifférence des Planaires confrontées à l'hydrochimie du G. C. (ou plus simplement encore la trop faible ouverture sur "l'eau d'en face"...). Aussi le constat que nous avons fait au cours d'une succession d'essais d'une balance numérique systématiquement faussée au profit de l'amont n'en eut-il que plus de valeur ; il ne pouvait avoir qu'une seule signification : il témoignait de la fascination exercée sur l'un des deux peuplements, de l'horreur inspirée à l'autre, par ce que laissait à peine entrevoir cette porte de sortie, bref de l'existence d'un chimiotropisme, d'une préférence capable de faire mentir le calcul des probabilités.

Technologie (fig. 24) : Comme figuré sur le schéma, le dispositif était du type "élevage couplé, à renouvellement périodique de l'eau" : 2 cristallisoirs de 8 litres, juxtaposés, avec couvercles de contact à flotteurs et agitation magnétique permanente.

Un pont de communication en constituait la pièce-maitresse, réalisé par 2 siphons de verre de diamètre 13 mm, coudés en forme de P cyrillique majuscule (10 x 10 cm environ) et maintenus accolés par deux anneaux de caoutchouc ; ces derniers disposés à chaque extrémité du "linteau" étaient mis en tension (F) de façon particulière, pour

tendre à écarter l'une de l'autre les branches homologues des deux siphons, d'où une allure d'ensemble évoquant un chevalet (schéma). Les cristallisoirs étaient placés à distance convenable pour que ce "pont" jeté de l'un à l'autre vienne étroitement s'appliquer, avec une certaine force élastique, contre la paroi intérieure de chacun par l'extrémité des pieds, panards, du chevalet. Toute incorrection dans cette disposition capitale aurait rendu le passage impraticable pour les Planaires, animaux rampants, et illusoire de ce fait la recherche d'un quelconque tropisme.

En début d'essai : remplissage inégal des 2 bacs ; amorçage des siphons, en place, par une aspiration réalisée du côté le moins plein à l'aide d'un tube souple coudé "en pipe" à son extrémité ; après quoi pose des couvercles munis chacun d'une double encoche pour le passage des pieds immergés du chevalet, achèvement du remplissage et création du G. C. ... etc. (le détail des procédés mis en oeuvre et modalités diverses figure au tableau 25-a, avec son protocole d'expérimentation).

Conduite de l'expérience et expression des résultats : effectuée à la température assez constante mais relativement élevée du laboratoire (supérieure à 20°), et en obscurité totale - ce qui excluait toute intervention du facteur lumière - l'expérience a comporté une série d'essais (15) d'une durée variable de 1 à 3 jours.

A la fin de chaque essai : analyse hydrologique terminale et bilan biologique ; puis l'eau était renouvelée, le nombre des Planaires rétabli à 20-20, avec remplacement des malades et des morts à partir d'une réserve ; une fois sur deux, repas de Gammarus sectionnés, avec nettoyage ultérieur des reliefs dans les 12 heures.

Le tableau 25-a rassemble la succession de ces 15 essais avec leur durée, le mode particulier de création du G. C. pour chacun, les caractéristiques hydrologiques terminales (température, $/\text{CO}_2/$ et $/\text{HCO}_3^-/$) et parfois en cours d'essai, la répartition numérique finale des Planaires (en valeur absolue, en pourcentage du peuplement total, et en valeur relative $\frac{A}{B}$ = coefficient de tropisme K), enfin toutes observations qui nous parurent dignes d'intérêt concernant les Planaires ou la conduite de l'expérience : excitabilité (par la lumière, un brassage intense de l'eau, l'apport de nourriture...), activité spontanée (en pourcentage de la population du cristallisoir), cas de fissions et signes de souffrance, repas et toutes remarques quant à l'oxygénation, incidents techniques divers, etc... etc...

Bilan et discussion : En 15 essais plus ou moins dissemblables, le tropisme s'est nettement manifesté 9 fois (coefficient relatif A/B égal ou supérieur à 1,50), ceci en concordance avec des G. C. bien affirmés, les autres conditions écologiques requises par les Planaires étant satisfaites. Dans les 6 autres cas de tropisme douteux, nul ou inversé (K inférieur à 1,50), les G. C. étaient eux aussi incertains, ou encore quelque condition écologique notoirement défavorable.

- A/ Les 6 essais douteux ou négatifs (cerclés dans le tableau 25-a)

I... dans 3 cas, ils coïncidaient avec un G. C. trop faible, voire inversé :

- Essai (12) : $K = 0,82$ - forte ventilation initiale de B qui suscite un G. C. franc (1ère analyse), puis arrêt de la ventilation et pose d'un couvercle ; chacun des deux jours suivants, aération d'une heure pour A et B simultanément. L'oxygénation résultante n'en sera pas satisfaisante pour autant (signes accusés de souffrance de la population) mais le gradient par contre va s'annuler presque totalement (2ème analyse), tant pour $/\text{CO}_2/$ que pour $/\text{HCO}_3^-/$; la diffusion

du CO_2 de A en est cause, mais aussi le mélange des eaux manifestement accentué par l'enlèvement et la pose des couvercles munis de flotteurs (le TAC en particulier rend compte de l'importance de ce mélange : il ne saurait y avoir de précipitation en A) - La légère inversion du tropisme est peut-être sans signification, à moins qu'elle ne traduise la quête par les Planaires d'une sous-oxygénation moindre en B ?

- Essais (2) : $K = 1,17$ et (9) : $K = 1,16$ - coïncidence fortuite à coup sûr, l'identité des coefficients ; n'en est probablement pas une au contraire, le fait que dans ces deux cas de tropisme douteux la décarbonisation fut réalisée par une addition d'eau de chaux, responsable d'une surélévation primitive du TAC en B, autrement dit d'une inversion du Gradient des bicarbonates. La ventilation continue dans l'essai (2) y rétablira ultérieurement une "pente" plus orthodoxe, mais rien de tel pour l'essai (9) sans ventilation secondaire, où le coefficient devrait même s'écrire $K = \frac{21}{19} = 1,10$ si l'on tient compte de la Planaire accidentellement tuée en B par l'eau de chaux et disparue - cf. également l'essai (7) de l'expérience 30.09.63 (fig. 25,b), et plus loin les essais (6) et (14).

II... dans deux cas, l'agitation de l'eau était absente ou plutôt déséquilibrée à l'avantage de B :

- Essai (1) : $K = 0,48$ - absence primitive d'agitation magnétique, mais la ventilation continue en B y assure cependant un certain mouvement de l'eau tandis que A reste parfaitement immobile. L'inversion flagrante du tropisme (2 Planaires sur 3 sont retrouvées en B) ne doit-elle pas être interprétée comme une manifestation de la rhéophilie des Planaires ?

- Essai (4) : $K = 1,31$ - une panne bilatérale d'agitation magnétique s'est produite à partir du second jour. A noter également une forte

baisse de ΣCO_2 en A qui atténue la pente du G. C., et témoigne de l'intensité du mélange entre les eaux des deux cristallisoirs, conséquence peut-être du déséquilibre suscité par la persistance d'une certaine agitation en B (ventilation) ?

III... dans le dernier cas enfin, il y avait bien G. C. mais non pas G. C. d'aération :

- Essai (15) : $K = 1,05$ - malgré l'apparence d'un G. C., les eaux mises en présence ici ne sont point "d'amont" et "d'aval" (la seconde procédant de la première par décarbonisation), mais proviennent toutes deux de sources : Lez et Fontaine Rigal, très inégalement pourvues à l'origine en CO_2 , aussi bien qu'en colloïdes minéraux. L'absence de toute espèce de tropisme dans ce "pseudo G. C.", comparable pourtant quant aux chiffres et la durée aux essais (10) et (11), nous pose le problème de l'intervention des substances associées au CO_2 , des colloïdes en particulier dont le Lez est riche et l'autre source à peu près démunie. De deux choses l'une : ou bien $/\text{CO}_2/$ n'est qu'un signe et le tropisme serait déterminé par une autre substance X associée au G. C., ou bien - ce que nous croyons davantage - il convient de distinguer entre $/\text{CO}_2/$ dosé et $/\text{CO}_2/$ physiologiquement efficace qui ne s'identifieraient point, les colloïdes ayant leur mot à dire ; en matière de tétanie chez l'homme par exemple, calcium sanguin total et calcium ionisable n'ont point mêmes prérogatives.*

- B/ Les 9 essais franchement positifs : (K égal ou supérieur à 1,50)

I... dans les 2/3 des cas, le G. C. concerne à la fois $/\text{CO}_2/$ et $/\text{HCO}_3^-/$:

* cf. 3.3.3.

- les essais (3) et (5) avec forte ventilation continue, (7) (8), (10) et (11) soumis à une aération moins intense mais non moins continue, ont une eau B fortement appauvrie en $/\text{CO}_2/$ et $/\text{HCO}_3^-/$. Le coefficient moyen de tropisme est élevé : $K = \underline{2,70}$.

II... dans le 1/3 restant, même positivité pour des G. C. ne concernant que $/\text{CO}_2/$ sans $/\text{HCO}_3^-/$, ou l'inverse.

- essai (13) : $K = 2,80$ - une aération très faible et la brièveté de l'essai ont prévenu la constitution d'un décalage de $/\text{HCO}_3^-/$ par précipitation en B ; le gradient ne porte que sur le seul CO_2 libre.

- essai (6) et (14) : $K. \text{moyen} = 2,05$ - à l'inverse un décalage affectant presque exclusivement $/\text{HCO}_3^-/$ a été réalisé ici par dilution de B, dans le premier cas avec de l'eau distillée (absence d'aération bilatérale ultérieure), dans le second cas par de l'eau de même origine que celle d'alimentation mais bouillie pour la débarrasser d'une part importante de son $/\text{HCO}_3^-/$ (aération très lente des deux cristallisoirs). Comparer avec les essais (2) et (9) à gradient d' $/\text{HCO}_3^-/$ initial inversé.

Par ailleurs l'oxygénation est ici sensiblement identique en A et B, notamment dans le dernier essai pendant toute sa durée ; la chose mérite d'être relevée car elle exclut de façon péremptoire une quelconque responsabilité de l'oxygène dans le tropisme (nous n'avons pas dit : une influence).

- A noter pour la compréhension du déterminisme du tropisme et du rôle des différents constituants du G. C. la succession des essais (11) à (15) : elle nous paraît tout particulièrement démonstrative :

(11) : gradient durable de $/\text{CO}_2, \text{HCO}_3^-/$ (par ventilation) = tropisme.

(12) : gradient de $/\text{CO}_2/$ éphémère, sans gradient d' $/\text{HCO}_3^-/$ = aucun tropisme.

- (13) : gradient durable de $/CO_2/$ sans gradient d' HCO_3^- = tropisme.
(14) : gradient durable d' HCO_3^- avec gradient éphémère de $/CO_2/$ = tropisme.
(15) : "pseudo-gradient" durable de $/CO_2, HCO_3^-/$ entre deux eaux de source, dont la plus riche contient aussi en abondance des colloïdes minéraux = aucun tropisme.

- C/ Autres résultats accessoires :

- essai (11) : K = 3,00 - nous avons inversé l'ordre habituel des deux cristallisoirs : de la sorte, l'eau d'amont baigne une paroi fortement incrustée de calcaire, et l'eau d'aval une paroi parfaitement propre, lisse et décapée, en même temps qu'un couvercle aux flotteurs encroûtés de vert par les Algues qui s'y sont développées depuis 1 à 2 mois. Des résultats non modifiés apportent la preuve que le tropisme n'est pas plus consécutif aux changements pédologiques qu'aux différences dans la microflore, différenciations secondaires toutes deux en rapport avec le G. C.*

- essais (3) et (7) - ils semblent témoigner en faveur d'une excitabilité-activité plus grande dans l'eau d'amont (A), par contraste avec la léthargie relative qui frappe les Planaires d'aval (B).

- essais (8), (10) et (12) - les plus longs (3 jours) avec (1) et (4), mais au contraire de ceux-là ayant disposé d'une oxygénation réduite de B. Signes de "souffrance" nombreux : fissions, plaies tégumentäi-

* Dans une autre expérience, on constate la distribution indifférente des Planaires au repos sur les parois d'un cristallisoir B fortement encroûté de calcaire dont la moitié de la surface a été préalablement décapée par nettoyage chlorhydrique ; confirmation que le facteur pédologique n'est pas à l'origine du tropisme.

res* ou absence de cicatrisation après division, mortalité élevée... toutes manifestations plus fréquentes encore en A qu'en B. La responsabilité en incombe très certainement à l'anoxie : plaident pour cette hypothèse la durée, la température élevée, la faible ventilation de B et la sous-oxygénation encore plus grande de A, l'absence de tels symptômes dans les essais courts et les eaux aérées agitées, etc...

Il convient de remarquer que sur ces trois essais, un seul : (12) présente des réactions tropiques modifiées (mais aussi un G. C. quasi inexistant !), autrement dit qu'une sous-oxygénation même gravement néfaste ne paraît pas plus contredire (ou inverser) le tropisme que la toxicité du tabac ne décourage un adepte invétéré.

- essai (1) : $K = 0,48$ - cf. aussi essai (4) - seul cas indiscutable de tropisme inversé malgré un G. C. des plus nets. La notion s'impose ici d'une hiérarchie entre facteurs écologiques : en l'occurrence le vainqueur est le courant. C'est l'eau parfaitement immobile que la Planaire a fui (rhéophilie), et non pas la sous-oxygénation importante en A dans ces deux essais (voir ci-dessus). Dans nos précédentes observations écologiques, nous avons vu souvent les Planaires préférer au courant à cause de $/CO_2/$ une eau riveraine SUB-immobile, nous ne les avons jamais trouvées par contre dans les bassins de retenue de la Buèges, du Lez, etc... voués à une stagnation radicale (lère partie).

*

* aspect fréquent et très caractéristique de "tête érodée" : l'extrémité céphalique est comme rongée par un acide sur ses bords. Consommateur d'oxygène plus exigeant par ses formations cérébro-sensorielles, elle manifeste logiquement sa souffrance la première en cas d'anoxie (rôle trophique du système nerveux). De même pour les tissus de cicatrisation : plus grands consommateurs, ils sont affectés avant les tissus différenciés, "adultes".

Expérience 30.09.63 (tableau 25,b)

En matière de tropisme, cette expérimentation très comparable à la précédente (eau-mère de la source du Lez, température 18/20° et population mixte de D. gonocephala-subtentaculata...) nous confirme et précise les résultats déjà acquis :

... - Cinq essais sur huit, avec G. C. accentué, sont fortement positifs (moyenne $K = 2,5$). Pour les 3 autres, négatifs ou douteux, on retrouve une déficience de l'agitation (4), une inversion initiale du gradient d' HCO_3^- (7), une durée trop brève (8) ; ces deux derniers essais sembleraient indiquer peut-être une plus grande efficacité de HCO_3^- que de CO_2 dans la détermination du tropisme.

... - Effectués à la lumière (indirecte) du jour devant une fenêtre exposée au Nord, et en intervertissant parfois la position respective des cristallisoirs A-B soumis à un éclairage différent, cette expérimentation achève de démontrer que la lumière n'est pas en cause dans le tropisme.

... - Jeûne ou satiété ne semblent pas plus l'influencer (essais : 1-2-3-5 et 6), comme dans l'expérience précédente.

... - Essai (6) : la ventilation renforcée de B en atmosphère chaude suscite un gradient "estival" de température, tout comme dans l'essai (8) de la précédente expérience ; on vérifie que quelques degrés thermiques d'écart ne contredisent pas le tropisme, bien que dans les deux cas D. subtentaculata, thermophile, ait opté pour l'eau la moins plaisante pour elle : la plus fraîche - voir inversement l'essai (11) in Exp. 23.11.63 (fig. 25,a).

... - Essais (5) et (6) : tropisme imperturbable avec une réduction de moitié de la "porte de communication" (un siphon sur deux seulement a été amorcé), malgré qu'il en résulte pour les Planaires une seule chance sur 4 000 de trouver cette porte. Cette réduction de calibre entraîne par contre quelques conséquences pour l'hydrochimie : les échanges minéraux par diffusion entre les deux bacs en sont amoindris comme le prouve HCO_3^- inchangé en A dans l'essai de 3 jours et les G. C. plus "contrastés". Mais la même "imperméabilité frontalière" pour l'oxygène dissous entraîne en A morbidité et mortalité accrues dans l'essai prolongé ; cela sans que le tropisme en soit affecté, preuve renouvelée que l'incidence du facteur oxygène se subordonne dans ce genre de manifestation à celle du G. C. Intérêt écologique évident d'une telle conclusion : les Planaires opteront vraisemblablement dans la nature pour une eau de type hypogée, même moins oxygénée que celle du courant.

... - Essais (7) et (8) : confirment la responsabilité de la sous-oxygénation dans la morbidité-mortalité constatées (fréquence des fissions, réduction de taille, ulcérations tégumentaires surtout céphaliques, troubles de cicatrisation, dilacération, etc...)

*

Outre le tropisme sont encore mises en évidence certaines différences de comportement des Planaires que l'on peut croire en rapport avec le G. C. :

... - le plafonnement (tendance à s'immobiliser sous le couvercle) se produit avec une fréquence plus élevée dans l'eau A. Les différences entre A et B s'estompent cependant dans l'essai (7), avec oxygénation identique, et même dans (8) où B est légèrement sous oxygéné. Rôle probable par conséquent de $-d/\text{O}_2/$ au moins autant que de $+d/\text{CO}_2/$.

A noter que dans la nature l'aération depuis la source fait diverger simultanément ces deux facteurs, l'oxygène et le gaz carbonique. Cette situation, quoique $/O_2/$ soit toujours très supérieur, n'est donc pas sans avoir quelque ressemblance avec celle des essais 2-3-4-5-6 et 8 ; et l'hydrochimie, par le double gradient d'aération O_2-CO_2 , nous paraît ainsi mieux justifier qu'un quelconque phototropisme négatif la position de repos habituelle aux Planaires, collées comme mouches au plafond à la face inférieure des pierres les plus superficielles du fond. Dans les essais (4), (7) et (8) cette tendance à un plafonnement plus marqué en amont se révèle distincte du tropisme.

... - l'excitabilité-activité : sans avoir le stéréotypé des manifestations précédentes, ces deux propriétés physiologiques semblent exaltées dans les bacs (A) - (cf. aussi essais 2-3-7 in exp. 23.11.63.) Nous reviendrons sur ce sujet ultérieurement.

Expérience 29.09.63

- Réalisée dans les mêmes conditions, de température en particulier (20/22°), mais avec P. felina, elle montra en même temps que des taux plus élevés de morbidité-mortalité une plus forte proportion de manifestations tropiques faiblement positives, autrement dit l'influence péjorative sur ces réactions d'un climat inadéquat pour l'espèce en expérience. Ces résultats complètent de précédentes conclusions sur l'incidence du facteur température, selon lesquelles de faibles écarts thermiques dans le cadre de valeurs favorables aux Planaires en cause étaient sans conséquences.

- Par ailleurs, l'addition en (A) de bicarbonate ferreux ne nous a pas paru influencer le tropisme de quelque manière.

Expérience 19.11.63 (Tableau 25 - C)

Cette dernière expérimentation comportait suffisamment d'éléments nouveaux pour nous paraître mériter une relation intégrale.

- Eau-mère de la fontaine Rigal (à St Guilhem) calquée dans sa composition sur celle de la résurgence du Verdus (Tableau 17) ; pauvreté en Fer et colloïdes, aussi le cristalliseur A est-il légèrement enrichi en bicarbonate ferreux.

- Installation en milieu extérieur, au Nord, et à peine abritée, c'est-à-dire : lumière indirecte, eurythermie froide de novembre - décembre, vent, pluie, gel, etc... Pas d'agitation magnétique ni de ventilation par micropompe ; légers mouvements de l'eau cependant provoqués par le moindre souffle d'air, les couvercles flottants étant surmontés à cet effet d'une petite voile solidaire d'une dérive immergée, laquelle retransmettait à l'eau ses propres oscillations.

- Population mixte de P. felina et Gammares, non alimentée (à part quelques Algues vertes ?) ; on constatera à plusieurs reprises la consommation par les Planaires des excréments de Gammares.

- Essais d'une durée de 3 à 5 jours ; la température inférieure à 10° permet des renouvellements aussi espacés de l'eau sans qu'apparemment les animaux souffrent du manque d'oxygène, tout comme elle leur permet sans aucun doute de supporter avec indifférence le jeûne relatif. Autre conséquence de ce climat froid, la décarbonisation ralentie et la précipitation calcaire réduite : le G. C. ne porte que sur /CO₂/.

Résultats :

... - en l'absence d'agitation le tropisme des Planaires se manifeste deux fois seulement sur six, et encore de façon très faible ($K = 1,35$ et $1,22$). Le fait que son expression la plus marquée (essai 4) coïncide avec la température la plus élevée témoignerait de l'influence seconde de ce facteur ; mais le bas coefficient de tropisme dans cet essai^{*}, malgré que le climat y soit optimum pour l'espèce, signifie clairement que c'est bien l'absence d'agitation et non le facteur température qui à $7-8^{\circ}$ compromet le plus les réactions tropiques.

... - Pour les Gammarels au contraire le tropisme se manifeste avec force deux fois sur trois (indice moyen $K = 3,00$). Là encore l'indice est maximum aux températures les plus favorables (essai 4-5) ; l'essai (6) soumis pourtant à un climat doux durant les trois premiers jours fait exception, mais le gradient de $/CO_2/$ y est faible et surtout celui d' $/HCO_3^-/$ inversé, conditions hydrochimiques consécutives à la disposition particulière du cristalliseur (A) qui l'a exposé à recevoir la pluie en plus grande quantité (dilution supérieure).

La plus grande indépendance apparente des Gammarels vis-à-vis de l'agitation de l'eau pourrait bien ressortir de leur organisation plus élevée. Du point de vue respiratoire notamment, l'activité adaptative de leurs pléopodes et de leur système circulatoire va à l'encontre de l'apparente passivité des Planaires ; une plus grande soumission de ces dernières aux contingences semble donc dans l'ordre.^{**}

* Noter aussi l'effet du réchauffement sur le G. C. : décarbonisation intensifiée, affectant à la fois $/CO_2/$ et $/HCO_3^-/$.

** Cf. WALSHE-MAETZ (1956) : battements accrus des pléopodes abdominaux : si la température s'élève ou si $/O_2/$ diminue - également si $/CO_2/$ s'élève.

... - Outre le tropisme, on vérifie encore pour les deux groupes zoologiques leur plus grande excitabilité—activité en A par comparaison avec B^{*}. Cette dernière eau, d'aval, rend non seulement P. felina léthargique mais accroît aussi sa mortalité. Dans de précédentes expériences effectuées à température estivale, nous avons vu mortalité et morbidité l'emporter en A, en rapport avec la sous-oxygénation ; l'inverse se produit maintenant pour de basses températures synonymes d'un métabolisme ralenti qui écarte une telle menace, c'est la sous-carbonisation qui semble ici aggraver l'action léthale d'un climat défavorable pour l'espèce. Les essais 1-2-3 et 6 les plus froids sont aussi grevés de la plus forte mortalité, mais en B (cf. aussi essai 6, à oxygénation identique in Exp. 23.11.63 - Tab. 25-a).

Action spécifique de $/CO_2/$ ou simplement "salinité" plus élevée en amont qui ~~accroît~~ ^{trait} la résistance dans le stress ?^{**}
Sans préjuger du mécanisme, l'hypothèse paraît ici se vérifier qui avait été émise à l'occasion des observations écologiques : qu'en eau épigée (aérée) les Planaires semblaient par comparaison avec celles des sources fragilisées vis-à-vis de différents agents stressants naturels tels que crues, excès thermiques en plus ou en moins etc., (action "anergisante" !).

*

* Pour les Gammarens en particulier la chose était manifeste dans la consommation de nourriture et le rejet d'excréments en plus grande abondance, dans le battement plus intense des pléopodes abdominaux, dans l'excitabilité et la tendance à se déplacer, dans les accouplements... etc...

** MERKER (1939) : la survie des Planaires à des températures excessivement élevées s'accroît dans les eaux plus concentrées.

EN CONCLUSION

- 1/ Cette expérimentation démontre pour les Planaires (sans exclure d'autres groupes zoologiques) l'existence d'un chimiotropisme en relation avec le Gradient carbonique observé dans les conditions naturelles.
- 2/ Ce tropisme ne ressort pas directement de l'aération, (non plus que de l'oxygénation de l'eau) mais des conséquences de cette aération sur son acidité carbonique totale ΣCO_2 . (Essai 14, in Exp. 23.11.63).
- 3/ L'action singulière de gradients de $/\text{CO}_2/$ ou d' $/\text{HCO}_3^-/$ donne à supposer l'existence d'un mécanisme complexe : action neurotrope du CO_2 libre (stimulation sensitivo-motrice) ? action osmotique de $/\text{HCO}_3^-/$? Quoiqu'il en soit le tropisme atteint sa plus grande intensité dans la confrontation d'une source et d'une eau d'aval fortement aérée donc surappauvrie simultanément en CO_2 et bicarbonates.
- 4/ Autre élément du G. C., le Fer dissous ne nous a pas paru intervenir (encore que l'expérimentation n'ait guère été poussée dans ce sens).

L'absence par contre de tropisme dans l'essai 15 (exp. 23.11.63) entre deux eaux de sources, très différentes par la carbonicité mais aussi la teneur en colloïdes minéraux, peut signifier soit que ΣCO_2 n'est pas directement en cause mais une substance X qui dépend de l'équilibre $\text{CO}_2\text{-HCO}_3^-$, soit encore que les colloïdes alumino-siliceux pseudo-dissous peuvent influencer quantitativement l'efficacité biologique de $/\text{CO}_2/$, forçant à distinguer à l'instar des chimistes* entre concentration (en CO_2) et activité (biologique de CO_2).

* Annexe X

- 5/ Par rapport à différents facteurs écologiques influents sur les Planaires, et pour l'ensemble de nos expériences :

... - ce tropisme nous est apparu assez rigoureusement subordonné à des conditions de température et d'agitation de l'eau convenables pour l'espèce considérée.^{*}

... - il se manifestait au contraire indépendamment (ou malgré) des conditions parfois défavorables, en rapport avec les facteurs alimentation, oxygène dissous et souillure organique de l'eau, constitution pédologique du substrat, éclairage, etc...

- 6/ Il semble que l'on puisse déduire de ce qui précède la place du G. C. dans la hiérarchie des facteurs écologiques, et l'incidence éventuelle de ce chimiotropisme dans les conditions naturelles :

... - rôle très probablement mineur dans la répartition amont-aval à grande échelle des Planaires d'un cours d'eau, tant à cause de l'importance première du facteur climat, que pour la trop lente dégressivité dans l'espace du macro G. C.

... - rôle majeur très certain au contraire dans la constitution de microbiotopes au contact d'eaux hypogées naissantes, soit sources riveraines, soit plus encore micro G. C. qui excluent davantage le conditionnement climatique ; le courant constituerait ici la principale clause limitante pour des Planaires rhéophiles, absentes à l'évidence des sources-bassins immobiles : Buèges, Cabrier, Lez... etc.

* mais petit décalage thermique sans influence.

Que le chimiotropisme fournisse à lui seul une justification amplement suffisante pour nombre des concentrations démographiques que nous avons décrites plus haut ne signifie pas pour autant qu'il figure l'alpha et l'oméga de l'influence du G. C. sur les Planaires. Les observations secondaires faites en cours d'expérimentation en font foi, qui vont nous permettre de poursuivre.

II - ACTIVITE ET GEOTAXIE DANS LE G. C.

- a) L'ACTIVITE :

- L'observation écologique nous avait laissé l'impression de Planaires plus vivaces dans les sources, actives même en plein jour. Ainsi à Cent-Fons une dalle soulevée et sortie de l'eau révélait un grouillement, mille mouvements désordonnés, une fuite éperdue, sous les stimulations conjuguées et soudaines du contact avec l'air et de l'éclairement, alors que l'équivalent aux rives de la station IV-Hérault ne montrait que Planaires ensommeillées, arrachées à leur torpeur, désagréablement surprises... etc. Mais n'y avait-il point par trop de subjectivité dans tout cela ?

- Avec nos différents élevages, la même impression d'ensemble s'est confirmée : s'agissait-il de l'errance spontanée que l'on peut observer la plus intense aux premières heures de la nuit, du réveil brutal provoqué par le renouvellement de l'eau ou de celui plus agréable par l'introduction d'une provende appétissante, de la stimulation encore apportée à un élevage obscur par une illumination électrique subite, s'agissait-il d'une violente agitation de l'eau, de voracité voire de cannibalisme, d'accouplement de Gammarets ou de Planaires, etc... bref d'activités quelconques spontanées ou d'activation

par des stimuli divers (olfactif, optique, mécanique, thermique, sexuel...), la réponse était univoque : l'eau d'amont (A) plus que celle de (B) s'affirmait favorable à l'activité sensitivo-motrice, le "tonus" neuro-psychique y paraissait plus élevé.

- L'expérimentation sur le tropisme (tableau 25, b et c) nous a permis de partager au lecteur ces conclusions, pour D. gonoccephala et D. subtentaculata, P. felina et Gammarus pulex, et dans les conditions les plus diverses de température, d'oxygénation, de courant, etc...

- Il ne nous restait plus que de donner une expression chiffrée à ces observations. La chose fut réalisée pour un élevage de longue durée, choisi avec décarbonisation par la chaux, procédé qui, mieux que l'aération-ventilation utilisée par prédilection dans l'expérimentation précédente, nous garantissait une oxygénation identique du moins à l'origine dans les eaux (A) et (B).

Expérience 10.09.63 (Tableau 26 et annexe XIII)

Technologie :

- A/ Le milieu hydrologique : 2 cristallisoirs A et B de 8 litres - agitation magnétique permanente et couvercles flottants réduisant à 5 % seulement de la surface le contact avec l'air - demi-obscurité (cave éclairée par un soupirail), et une température moyenne s'abaissant progressivement de 17/19° en septembre à 6/8° en janvier.

- eau-mère à 13/14° de la fontaine Rigal (à St Guilhem), avec environ : $/\text{CO}_2/ = 0,6$ - $/\text{HCO}_3^-/ = 4,5$ - $/\text{O}_2/ = 70-80$ % de saturation - léger enrichissement en Fer par la méthode habituelle (appoint d'une macé-

ration de laine d'acier en eau carbonique). Décarbonisation de (B) par addition initiale de 70 ml d'eau de chaux saturée, plus 15 ml surajoutés matin et soir ; ce qui nous donnait une teneur finale en CO_2 de l'ordre de 0,1/0,2 et un TAC à peine différent de celui de A ($\pm 20 \%$) - Eau renouvelée tous les 2 jours au début, puis à intervalle de 3 à 4 jours quand la température s'abaissera.

- B/ Les Planaires : par cristalliseur : 7 D. gonocephala de 13 mm nées trois mois plus tôt en élevage, et 10 P. felina de 6 mm en provenance du Verdus, elles aussi élevées (à basse température) depuis trois mois. Nourriture de Gammare du Verdus trois fois par semaine, avec nettoyage des restes dans les 12 heures.

Conduite de l'expérimentation : Poursuivi quatre mois durant, du 10 septembre 1963 au 9 janvier 1964, cet élevage visait dans son principe à une toute autre démonstration que celle des effets physiologiques du G. C. Un journal d'expérience en relatait au jour le jour, en même temps que les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et tous incidents techniques, ce qui dans l'observation de la faune avait pu retenir notre attention. Aussi lorsque s'imposa à nous par la suite la notion de différences dans l'activité des Planaires, nous avons pu a posteriori exploiter ce journal : il fut dépouillé de ce point de vue physiologique, les mentions extraites qui s'y rapportaient* et comptabilisées dans le tableau 26 ci-joint ; lequel dénombrement englobe aussi bien l'errance spontanée que la mobilisation suscitée par divers stimuli déjà nommés (lumière, repas, agitation violente, température...).

Garantie d'objectivité dans le constat, cette façon de procéder n'était pas sans comporter ses revers ; ainsi des lacunes dans l'observation, effectuée à des intervalles et heures variables

* ANNEXE XIII - 1^o) : Extraits du journal d'expérimentation 10.09.63

sinon capricieux - encore que les premières heures de la nuit qui voient les Planaires se mettre spontanément en chasse aient eu notre préférence -, ainsi des différences de conjoncture donc^{de}/signification pour un même phénomène, noté par exemple tantôt avant tantôt après le changement d'eau, qui rabaissait en septembre la température et l'élevait en janvier, etc... Les sondages inopinés cependant n'impliquaient pas seulement des inconvénients puisque réalisés de façon simultanée sur les deux élevages couplés : ils en permettaient la comparaison pour plusieurs et différentes facettes d'un même comportement animal.

Le dosage de l'oxygène dissous par contre, non pratiqué systématiquement, nous fit défaut davantage : ses résultats auraient été fort bien venus pour une meilleure intelligence des phénomènes, quand nous avons dû faire appel pour y suppléer à des déductions trop approximatives.

Résultats et Interprétation (Tableau 26) : les chiffres obtenus appellent assez peu de commentaires : dans 97 % des sondages couvrant une période de près de quatre mois, c'est en A que P. felina a été trouvée la plus active ou excitable : en plus grand nombre, le plus souvent, plus intensément, plus longuement... Ce pourcentage global apparaît un peu moindre pour D. gonocephala, encore que ne laissant guère de place au doute (65 % contre 9 %).

On peut voir d'autre part, surtout pour cette dernière espèce, ce pourcentage s'élever progressivement du mois le plus chaud (33 %) au mois le plus froid (90 %) ; le contraste s'accentuerait d'autant plus entre A et B que la température s'abaisse au dessous de l'optimum requis par l'espèce. Une telle évolution peut signifier deux choses : ou bien que le métabolisme intensifié à chaud prédispose en

milieu confiné à des sous-oxygénations, qui plus critiques en A qu'en B^{*} y estomperaient le bénéfice de l'effet CO₂ ; ou bien encore - et cette hypothèse aurait notre préférence - que les températures élevées, stimulantes en elles-mêmes de toute activité vitale, concurrent et donc minimisent relativement la stimulation spécifique du G. C. exclusive à froid, d'où un contraste moins évident.

On ne saurait de toute façon prendre au pied de la lettre les chiffres du tableau, le nombre des Planaires ou des sondages étant par trop limité pour leur mériter une quelconque valeur absolue ; valeur indicative seulement mais indication formelle néanmoins, à voir le relief des divergences de comportement entre A et B.

Ainsi, l'eau décarbonisée d'aval relativement à celle des sources exercerait sur les Planaires une influence inhibante, défavorable aux fonctions sensitivo-motrices : effet peut-être plus marqué pour P. felina que pour D. gonocephala (mais la première est aussi la moins coutumière dans la nature d'un habitat décarbonisé !), effet plus manifeste aussi aux températures infra-optimales dont on ne peut attendre nulle stimulation d'appoint ou de suppléance. L'eau des sources inversement serait tonifiante pour ces mêmes fonctions : seuil d'excitabilité abaissé, réponse plus intense et prolongée, initiatives et automatisme plus aisés... etc.

Appliqués à l'écologie, ces résultats nous autorisent par exemple à présumer pour les Planaires plus éveillées et vives en eau d'amont, qu'elles y seront mieux capables qu'en aval - à température équivalente - de découvrir une proie à consommer ou un partenaire à

* voir dans ce chapitre : 3°) respiration et métabolisme dans le G. C.

féconder, plus aptes à fuir une quelconque hostilité des bêtes ou des choses (crue...), etc... bref, mieux armées dans le "struggle for life"...

Expérience 14.12.62^{*}

Nous ne ferons que citer brièvement ici cette expérimentation qui confirme, encore que par "d'autres voies", l'influence que nous venons de reconnaître au G. C. sur l'activité des Planaires.

Dans un élevage vieux de six mois de D. gonocephala en semi-obscurité (du type "à débit continu"^{**}, alimenté par l'eau de la source du Lez - 2 litres/heure - avec décarbonisation par ventilation et agitation magnétique permanente), nous avons mesuré à plusieurs reprises, chaque fois à une semaine d'intervalle, les vitesses de déplacement d'un même nombre de Planaires en A et B, après activation par la lumière.

Les mesures n'avaient qu'une précision toute relative : une D. gonocephala en cours de déplacement sur la paroi verticale du cristallisateur était choisie au hasard sans qu'il soit tenu compte de sa direction de marche (ascendante, horizontale ou descendante). Une portion rectiligne de sa trajectoire, de l'ordre habituellement de quelques centimètres, était chronométrée en même temps que repérée par deux traits au crayon gras. En multipliant de telle mesure en A et B sur plusieurs Planaires, nous disposions en fin d'essai d'une somme de distances parcourues (Σe mm) et d'une somme de temps de parcours (Σt secondes) dont le quotient figurait pour chacun des deux cristallisateurs une vitesse moyenne de déplacement.

* ANNEXE XIII - 2^o) : Extraits du journal d'expérimentation 14.12.62
** Fig. 11.

La température du moment (22/23° en mai-juin) était malheureusement excessive pour l'espèce, qui s'éteignit d'ailleurs quelques jours plus tard aux environs de 25° ; d'où un arrêt prématuré des essais, et des résultats qui prêtent dans une certaine mesure à contestation.

Dans (et peut-être : malgré) ces conditions imparfaites de mesure et d'élevage, la vitesse moyenne des Planaires en A (2,56 mm/sec.) fut de façon habituelle trouvée supérieure d'environ 15 à 25 % à ce qu'elle était en B (2,15 mm/sec) ; un seul essai fit exception, où un incident technique venait avec évidence de traumatiser les Planaires de A (panne de débit, compliquée de sous-oxygénation grave durant 24 h).

*

- b) LA GEOTAXIE :

Autre manifestation d'un comportement différencié des Planaires dans le G. C., cette tendance plus marquée au plafonnement dans les eaux (A) de nos élevages, que nous avons déjà mentionnée.

Dans ce phénomène cependant le facteur "oxygène dissous" paraît de première importance, au contraire de ce qui se passe pour l'activité que nous avons trouvé diminuée tout aussi bien dans les eaux surventilées et saturées en O₂ que dans celles décarbonisées par CaO, à renouvellement périodique et donc toujours fortement sous-oxygénées. Par exemple :

... dans l'expérience 14.12.62 (Annexe XIII, 2°) : double ventilation intense et permanente de (B) : le plafonnement ne s'y produit qu'une seule fois pour les 9 observations, et très faiblement.*

* cf. également exp. 30.09.63 (fig. 25,b) : essais (2) à (6) d'une part, et (7) d'autre part.

... dans l'expérience 10.09.63 (fig. 26 et Annexe XIII - 1^o) par contre, avec addition biquotidienne de CaO, aucune espèce de ventilation, ni pendant, ni avant. Malgré des températures inférieures qui restreignent la consommation d'O₂ et donc dans un élevage confiné l'appauvrissement en ce gaz, le plafonnement moyen en B excède 20 %.

Ce parallélisme entre l'intensité du plafonnement et la gravité de la sous-oxygénation vérifie des données classiques : la géotaxie négative serait conséquence de l'anoxie^{*}. Nous-mêmes ne le retrouvons pas seulement dans les eaux (B) suivant la méthode de décarbonisation employée, mais encore par exemple pour l'expérience 10.09.63 au cours de l'évolution saisonnière : le plafonnement observé (en A) décroît nettement d'octobre à janvier malgré que les changements d'eau s'espacent davantage : la température en baisse a réduit en effet du même coup consommation d'O₂ et sous-oxygénation.

De même la plus forte tendance à plafonner de P. felina par rapport à D. gonocephala semble en conformité avec les exigences en O₂ supérieures que l'on reconnaît d'ordinaire à cette espèce^{**} que cela soit "dans l'absolu" ou "pour une température donnée" (optimum thermique de P. felina décalé vers le bas - in 1^{ère} partie).

Les chiffres discordants et en apparence insolites que nous relevons en novembre pour les D. gonocephala de l'élevage B (fig. 26) peuvent trouver une justification dans les taux d'oxygénation : ce mois fut précisément pour ces Planaires une période de ponte

* HYMAN (1951), p. 215.

** BENAZZI (1955), p. 150.

(un cocon par animal en B, aucun en A)^{*}, et le besoin d'oxygène accru pendant cette période puerpérale^{**} s'exprima alors très nettement dans la tendance des gestantes à se regrouper (sous le couvercle) au plus près de l'agitateur^{***}, seul capable de les faire bénéficier au mieux de la plus infime molécule d'O₂ dissous ; sitôt le post-partum d'ailleurs, ce paroxysme de rhéophilie s'éteignit dont ne témoignait plus que les cocons demeurés en place. Mais des besoins en O₂ majorés momentanément pour les Planaires gravides et leurs embryons ne pouvaient que signifier dans un élevage confiné une carence accrue, relative et absolue... d'où effectivement une balance du plafonnement inversée en novembre entre A et B pour D. gonocephala, et moins déséquilibrée pour P. felina.

*

Une fois dûment reconnue cette corrélation primordiale entre anoxie et géotropisme négatif, on pouvait relever une seconde catégorie de faits intéressant de plus près notre problème : la même expérience toujours, 10.09.63, montre (fig. 26) qu'à même oxygénation initiale (décarbonisation par CaO) le plafonnement l'emporte en amont par rapport à l'aval, autrement dit subit l'influence du G. C.

Si cette constatation maintes fois vérifiée dans de tels élevages^{****} prouve sans contestation possible le conditionnement, la

* En décembre la ponte de D. gonocephala sera numériquement égale en A et B ; elle était nulle en octobre.

** HYMAN (1951), p. 207 : besoins en O₂ supérieurs des organismes jeunes (... et des tissus).

*** Observation citée in 1-3-1 (exp. 10.09.63).

**** Essai (7) in fig. 25, b.

portée réelle en demeure incertaine du fait de notre ignorance quant au mécanisme exact par lequel l'eau d'amont induit plus fortement qu'en B une géotaxie négative. Deux éventualités sont en effet à envisager : celle d'une influence hydrochimique du G. C. sur le comportement de la Planaire, directe et indépendante de $/O_2/$ - auquel cas la conclusion de l'expérience vaut telle quelle pour les conditions naturelles - et celle encore d'une action indirecte, par le biais d'une consommation d'oxygène différenciée dans et par le G. C. Mais ce second mécanisme aurait ici ses effets majorés grâce à la situation confinée toute artificielle de l'élevage, par quoi peuvent s'installer des sous-concentrations en O_2 déterminantes, à la suite et à la mesure d'une sur-consommation ; dès lors, l'intérêt faiblit pour l'écologiste de la conclusion expérimentale, et sa portée pratique s'en trouve minimisée.

Pour étayer la première hypothèse d'une influence directe nous ne disposons d'aucuns faits d'observation ou d'expérience, au lieu que celle d'une consommation d'oxygène plus élevée en Amont sous la "pression" du G. C. ($p\ CO_2$) sera confirmée tout à l'heure, surconsommation capable d'intensifier le plafonnement par le surappauvrissement qu'elle entraîne ; l'activité reproductrice des D. gonocephala de B en novembre (fig. 26) synonyme de combustions biologiques accrues a bien abouti à semblables conséquences ?

Quoiqu'il en soit du mécanisme que nous n'avons pas élucidé ici, constatons du moins que dans les conditions naturelles l'amont conjugue sous-concentration en O_2 et richesse en CO_2 , de telle sorte que leurs influences respectives s'exercent de toutes manières dans le même sens, et s'additionnent pour y induire plus fortement qu'en aval une géotaxie négative des Planaires.

Il apparaît ainsi superfétatoire d'invoquer l'intervention d'un quelconque phototropisme pour expliquer la position de repos habituelle que la seule hydrochimie justifie, où l'on rencontre les Planaires dans la nature : collées à la face ventrale des pierres, et "au plus haut" relativement au milieu interstitiel du sol.

Si comme nous l'avons montré microbiotopes et micro G. C. s'identifient bien, il apparaît encore que l'action concertée de $- /O_2/$ et $+ /CO_2/$, caractéristiques par rapport à l'épigée des eaux naissantes du sol, fonde en quelque sorte la vocation des Planaires à n'être spécifiquement qu'une faune d'interface et non psammique ; un géotropisme négatif croissant tendra en effet à s'opposer à leur pénétration en profondeur, à limiter leur quête d'une eau toujours plus carbonique en même temps que, et malheureusement, plus pauvre en O_2 .

En cela au moins pourrait consister l'intérêt écologique de l'influence du G. C. sur le plafonnement.

III - RESPIRATION ET METABOLISME DANS LE G. C.

Pour avoir évoqué déjà par deux fois l'incidence éventuelle du G. C. sur l'intensité de la respiration des Planaires, nous nous devons maintenant d'aborder ce problème.

Chez les Mammifères la stimulation par le CO_2 sanguin du centre respiratoire bulbaire et des mouvements thoraciques est de notoriété, mais ici pour les Planaires pas la moindre activité respiratoire mettant en jeu muscles et nerfs, la fonction apparemment se réduit à un double courant gazeux à travers une paroi tégumentaire.

Sans aucun doute cette relative passivité neuro-musculaire, sinon cellulaire, met-elle davantage ces échanges, et l'animal, à la merci des conditions extérieures : par exemple, nous avons vu l'importance que revêt le renouvellement de l'eau de contact (facteur courant)... Aussi pouvait-on légitimement supposer qu'une variation majeure de $/CO_2/$, donc de pCO_2 , dans le milieu aquatique (de 3 à 1 pour le Ver-
dus, de 4 à 1 pour le Lez) ne resterait pas sans influencer la fonction respiratoire, ne laisserait pas cette faune indifférente.

Les indices d'un filon de recherche exploitable dans cette perspective nous parurent au départ plutôt minces : l'hypothèse formulée plus haut à propos de la géotaxie (le G. C. élèverait en A les oxydations, d'où appauvrissement en O_2 ... et plafonnement), deux auteurs signalant une baisse relative de la consommation d'oxygène par les Planaires (10 % environ) pour une élévation de pH de 6,9 à 8,1 mais non fondée sur $/CO_2/$, quoique du même ordre que ce que nous avons pu observer dans les conditions naturelles^{*}... etc. Quand un de nos élevage vint donner une apparence de réalité à l'éventualité d'un certain conditionnement de la respiration par le G. C.

L'Expérience 24.08.62 (fig. 27,a)

- Deux bocaux de 1 litre, à fermeture hermétique, s'y partageaient également 16 D. subtentaculata de 10 mm originaires de l'Hérault. Température 22/24°. Repas et changement de l'eau, non agitée, toutes les 24-48 heures.

- Cette eau de renouvellement, en provenance de la Fontaine Rigal (à St-Guilhem, déjà citée), était préalablement ventilée plusieurs heures ($/O_2/$ à saturation ; $/CO_2/$ = 0,08-0,15 mé), puis pour le bocal A recarbonisée approximativement à son taux primitif (0,30 - 0,50 mé) par agitation en présence d'air enrichi en CO_2 (de fabrication industrielle).

* HUBLE-GREMBERGER (1949).

- Résultats : contrairement à nos précédentes observations et conclusions, les Planaires furent trouvées plus actives et se développant mieux dans l'eau d'aval (B), demeurant léthargiques et plafonnantes en A.^{*} Mais surtout, du point de vue qui nous occupe actuellement, la comparaison faite après coup des teneurs en CO_2 libre initiales et terminales nous montra en (A) un enrichissement par la respiration constamment supérieur à celui de (B) (fig. 27,a). Compte tenu de l'oxygénation sensiblement identique au départ, "par construction", et de l'absence de contacts ultérieurs avec l'atmosphère, l'hypothèse semblait donc prendre corps d'une plus grande intensité relative des combustions métaboliques dans l'eau ("ersatz") d'amont.

- L'irrégularité observée dans les résultats pouvait tenir à de multiples raisons : influence des repas donnés sans régularité, intervalles de temps très inégaux entre chaque changement d'eau, peut-être des contacts accidentels avec l'atmosphère, une technologie défectueuse ? (cette expérimentation en effet, conçue pour d'autres fins que cette étude, ne fut comme précédemment exploitée qu'a posteriori un an plus tard)... ? Aussi bien nous sommes-nous gardé là encore d'accorder aux chiffres valeur absolue, n'en retenant que l'indication au demeurant fort précise qu'ils manifestaient : pour les 6 essais sans aucune exception, un rejet de CO_2 respiratoire supérieur dans l'eau d'Amont (environ 4 fois plus riche en CO_2 que l'Aval) ; le métabolisme relatif en B était en moyenne inférieur de moitié à celui de A, pris comme base.

*

* Nous étudierons ultérieurement l'effet néfaste d'une eau artificiellement recarbonisée (chapitre III).

Nous avons ainsi été conduit à vérifier - car l'artifice visiblement nuisible de la recarbonisation de A laissait planer un doute - et à chiffrer de façon plus exacte si possible, dans des conditions expérimentales plus rigoureuses, une orientation maintenant bien dessinée.

Expérience 25.10.63 (fig. 27,b)

- Deux bouteilles de 1 litre à fermeture hermétique (du modèle utilisé pour les boissons gazéifiées) étaient emplies par une eau de type amont (A), et deux autres identiques par de l'eau d'aval. Huit à dix Planaires semblables (race et taille) étaient ajoutées dans une des bouteilles de chaque type, en même temps qu'un barreau aimanté plastifié de 20 mm pour l'agitation magnétique ; la seconde destinée à servir de témoin restait telle quelle, bouchée à l'exemple de son homologue sans la moindre bulle d'air.

- L'expérimentation consistait en une série d'essais, d'une durée chacun de 2 à 3 jours, durant lesquels les bouteilles "habitées" étaient soumises à un brassage permanent de l'eau. En fin d'essai, après contrôle des températures : dosage du CO_2 dans les deux élevages et les témoins, dont on pouvait déduire facilement par différence l'enrichissement carbonique de chacun, imputable à la respiration des Planaires.

- Du point de vue hydrologique, les conditions en particulier de G. C. furent modifiées de multiples façons : agitation ou stagnation, eaux de sources différentes (Fontaines du Four, Rigal, Buis... à St Guilhem), eau carbonique naturelle en A ou artificiellement recarbonisée à son taux initial après ventilation préalable par du CO_2 de préparation industrielle ou chimique, enrichissement ou non en Fer, eau décarbonisée en B par ventilation plus ou moins prolongée ou par addition d'eau de

chaux... etc. Selon le processus suivi, l'oxygénation se trouvait au départ identique en A et B, à 100 % ou environ 80 % de saturation (A recarbonisé... B chaulé...), ou encore légèrement décalée d'environ 25 % de saturation à l'avantage de B en cas de décarbonisation par ventilation.

- Du point de vue biologique, nous avons expérimenté sur les trois espèces (deux seulement dans l'expérience décrite ici) : P. felina, D. gonocephala, D. subtentaculata, renouvelant les lots d'animaux en expérience chaque fois qu'ils paraissaient avoir souffert de l'essai subi ; les Planaires de remplacement étaient maintenues en réserve dans une chambre froide à + 6/8°. Aucune alimentation enfin ne fut fournie juste avant ou pendant l'essai.

- Résultats (fig. 27,b) : Nous avons considéré comme suspects les essais (entre parenthèse sur le tableau) qui comportaient in fine des Planaires mortes ou sectionnées : l'activité microbienne sur les cadavres pouvait introduire en effet une cause d'erreur très probable, et d'autre part deux moitiés de Planaires sont censées consommer davantage d'oxygène que l'individu entier dont elles procèdent.*

... Première conclusion : La série de 19 essais présentée au tableau (27,b) rassemblait dans une panoplie hétéroclite trop de conditions diverses et changeantes (courant, température, durée, O₂ initial, création du G. C., TAC, espèce et nombre de Planaires, etc...) pour que l'on pense de prime abord à attribuer aux chiffres une valeur autre que significative. Confirmation est donnée de la précédente expérience : nous vérifions dans la totalité des cas que les combustions

* HYMAN (1951), p. 207.

respiratoires apparaissent relativement moins intenses en eau d'aval,^{*} expression d'un métabolisme ralenti compris entre 11 et 91 % de celui d'amont correspondant (en moyenne : 40 % environ).

... Deuxième conclusion : Une considération plus attentive des indices de métabolisme relatif en B suggérerait pourtant une certaine correspondance entre les valeurs élevées de cet indice et les eaux d'aval les moins appauvries en CO_2 (les eaux d'amont à l'exception de l'essai 19 étant toutes sensiblement identiques). Nous nous sommes alors basé sur la valeur de CO_2 "équilibrant", qui dans ces eaux de TAC voisin de 4,50 mé se situe au-dessous de 0,20 mé,^{**} pour départager deux grandes catégories de cas : - 1) les essais (-) avec eaux d'aval totalement décarbonisées (de concentration inférieure à 0,20 mé), voisines donc de l'équilibre... et de l'incrustation, et - 2) les essais (+) avec eaux d'aval encore agressives (comportant une teneur initiale en CO_2 libre égale ou supérieure à ce chiffre). Les indices métaboliques moyens correspondant à ces deux types d'essais nous parurent alors démonstratifs d'une orientation.

- 1/ essais (+) : la décarbonisation de B a éliminé en
moyenne^{***} un peu plus de la moitié du CO_2 primitif : $\text{CO}_2/\text{B} = \frac{0,30}{0,69}$
= 44 % de A. L'indice métabolique moyen en B atteint encore 55 % de A.
(60 % si l'on inclue les 2 essais douteux de cette catégorie).

* Des besoins d'oxygène plus élevés en amont (à même température) expliquent-ils l'intolérance à l'absence de courant, que dans les sources sous-concentrées en O_2 nous avons cru voir plus absolues qu'en aval sur des micro G. C. (mélangés d'eau épigée oxygénée) ? P. felina par exemple accepte en amont de la Station II bis de la Buèges ou en III une quasi immobilité de l'eau, qu'elle refuse à la source même du Lez ou de la Buèges.

** Seconde partie, chapitre IV.

*** Non compris les essais douteux.

- 2/ essais (-) : la décarbonisation maintenant totale en B y a réduit $/CO_2/$ au quart de son taux initial : $\frac{0,17}{0,69} = 27 \%$ de A. L'indice métabolique moyen de B tombe alors à 23 % de sa valeur en A (20 % même avec les 4 essais douteux).

- Bref, le métabolisme s'amenuise dans l'ensemble en aval d'un G. C., et d'autant plus que l'eau s'y trouve aérée davantage et débarassée de son CO_2 ...

... Mais les eaux incrustantes paraissent déprimer les combustions respiratoires relativement bien plus que ne le font les eaux à demi décarbonisées : en retard d'abord sur la chute de $/CO_2/$, la chute de métabolisme s'aggrave lorsque l'eau atteint l'équilibre.

Toutes conclusions évidemment valables pour autant que l'on puisse accorder crédit à nos chiffres, acquis dans des conditions expérimentales rudimentaires et surtout par trop hétérogènes.

... Conclusions accessoires : On remarquera que les essais 15 à 18 corroborent la précédente expérience en ce qu'ils semblent eux aussi traduire une influence néfaste du CO_2 , artificiellement rajouté à une eau aérée.

Par ailleurs il n'est peut-être pas fortuit que pour les essais douteux : (11) et (14) avec cadavres en B, (15-16-17) et (18) avec cadavres en A, les indices métaboliques excèdent pour les premiers, n'atteignent pas pour les seconds les valeurs moyennes de leur catégorie (55% et 23 %). Dans les deux cas des combustions microbiennes cadavériques dépassant celles du vivant pourraient expliquer ces déviations.

L'application à l'écologie de ces résultats nous paraît féconde en hypothèses : plus encore qu'elle n'éclaire de façon immédiate les faits observés dans la nature et décrits précédemment. Un métabolisme relativement déprimé en Aval à température identique (intersaisons) n'expliquerait-il pas, au moins pour une part, que les Planaires y soient comme diminuées globalement dans leur physiologie et leur biologie (croissance, reproduction, survie, activités multiples...), ou bien encore - ce qui revient au même - la nécessité de températures supérieures pour atteindre au même résultat vital (optimum thermique plus élevé) ? L'existence pour D. subtentaculata par exemple d'une adaptation génétique (ou d'une pré-adaptation) à un climat plus chaud ne nous paraît pas incompatible en soi avec un tel conditionnement écologique, pas plus que la pigmentation de l'Africain n'exclut le hâle estival des Parisiennes en rupture de Capitale.

Inversement l'eau carbonique d'une source, question température mise à part, ne permet-elle pas pour une espèce donnée en favorisant son métabolisme un meilleur épanouissement organique et fonctionnel (sôma, démos et praxis...), une plus grande résistance au froid et un développement satisfaisant à moindre température ? ...

On voit par ce qui précède que cette action du G. C. sur le métabolisme des Planaires se situe en quelque sorte par ses divers retentissements possibles au carrefour de la physiologie et de la biologie, nous introduit au mieux par conséquent à l'étude qui va suivre de l'influence directe mais médiate, biologique, du Gradient carbonique.

C O N C L U S I O N S

Un premier bilan des effets physiologiques recensés par notre expérimentation nous les montre remarquablement cohérents : quoi de plus logique en effet que la recherche par les Planaires des eaux d'amont (tropisme), quand celles-ci sont également trouvées les plus favorables à leur activité sensitivo-motrice en même temps qu'à leur métabolisme en général. Et si inversement l'aval a valeur de repoussoir, nous l'avons vu aussi lieu géométrique d'une relative léthargie fonctionnelle et biochimique.

Si encore nous anticipons sur les conclusions du prochain chapitre, cette cohérence englobe les effets biologiques, le bénéfice pour le fonctionnel s'étend à l'organique : la mortalité dans l'épreuve apparaîtra en effet moindre en amont, et la vitalité (croissance et développement) y serait probablement supérieure...

*

On peut alors se demander si ce conditionnement monolithique en relation avec le G. C. fait figure de phénomène isolé, particulier aux Planaires. Or, non seulement certaines de nos observations écologiques ont laissé entendre que d'autres groupes d'Invertébrés semblaient concernés par le même facteur, mais encore il ne paraît pas impossible de trouver chez les Vertébrés supérieurs l'homologue de ce conditionnement.

L'histoire ne nous a pas dit si, en gravissant le Mont-Blanc Horace de SAUSSURE souffrit du "mal des montagnes" ; du moins les conditions requises existaient-elles : la moindre pression de l'oxygène à haute altitude et l'hyperventilation pulmonaire qui en

découle, complicquée de la baisse du CO₂ sanguin, avec des manifestations à type dépressif intéressant les fonctions neuropsychiques et végétatives : somnolence invincible, psychasthénie et lassitude, anorexie, frilosité, allongement de la chronaxie et baisse de l'acuité auditive, troubles divers enfin dans les sphères circulatoires, digestives et musculaires...

Dans la physiopathologie de ces troubles, hypoxie et hypocapnie conjuguent leurs effets. Mais l'étude clinique, toujours chez l'homme, des alcaloses ventilatoires, riches en manifestations pour des taux de CO₂ circulant inférieurs à 50 % de la normale, démontre l'importance de cette seule teneur sanguine, dans l'équilibre acido-basique, et physiologique, ainsi que celle de ses insuffisances dans la genèse de certains troubles, en particulier de la série "Alcalose"^{**} ; une élévation de pH sanguin par fuite abusive du CO₂ est par exemple synonyme d'une baisse du calcium ionisé, actif, aux multiples conséquences psychomotrices et neurovégétatives...^{***} Et peut-être n'est-il pas interdit de voir dans les fissions fréquentes en aval chez les Planaires asexuées l'expression d'une contracture "déchirante", manifestant une spasmophilie alcalosique ?

D'autre part, outre ces effets sur l'équilibre ionique, l'hypocapnie du Vertébré exerce une influence aggravante en cas d'hypoxie : non seulement elle déprime le centre respiratoire bulbaire et par là l'hyperventilation capable de réduire l'anoxémie, mais encore

* RIVOLIER (1961).

** SADOUL et SAUNIER (1964).

*** (BENEZECH (p. 515 et 525) de GENNES (p. 232)...

trop favorable à la fixation de l'oxygène sur l'hémoglobine^{*} elle freine ainsi sa rétrocession aux cellules et son utilisation^{**} ; la richesse en CO₂ du sang encourage au contraire la consommation tissulaire d'oxygène, équivaut par conséquent à une meilleure oxygénation.

La digression n'était donc qu'apparente qui nous a entraîné au Mont-Blanc, et l'aval des cours d'eau plus proche des sommets qu'il ne paraît. Telle Planaire en effet, séparée seulement du courant aquatique par une mince barrière épithéliale monostratifiée ne supporte-t-elle pas la comparaison avec un quelconque tissu de Vertébré irrigué par le flot sanguin circulant ? L'analogie cesse au-delà : quand l'organisme supérieur dispose pour le maintien de la constance spécifique de son milieu liquide intérieur (homéostasie) de multiples mécanismes correcteurs d'une situation "impossible", la Planaire relativement désarmée, mais avec des besoins spécifiques aussi, ne peut que se soumettre ou se démettre, subir (léthargie, mort) ou fuir (tropisme). Son évolution à périodicité saisonnière, ses manifestations tropiques, sa distribution écologique, etc... auraient donc même signification que, pour un Vertébré supérieur, la mise en jeu de ses mécanismes régulateurs...

Or qu'en est-il de ce Vertébré ? Nous venons de voir que malgré ces mécanismes, l'hyperventilation de son milieu intérieur par situation (mal des montagnes), par maladie (polypnée réflexe dans une pneumonie) ou provocation (hyperpnée téτανigène en cours d'encéphalographie gazeuse) peut entraîner des perturbations de l'équilibre ionique et des troubles divers intéressant au premier chef la fonction

* Effet Bohr : la protéine amphotère (Hb $\pm$) se comporte davantage en acide lorsque le pH s'élève, lequel acide (Hb -) est plus avide d'O₂ que la base (Hb +) - Bénézech, p. 594.

** Pierre-Bourgeois - p. 41-43.

nerveuse*. Dans les eaux d'aval, l'hyperventilation serait à l'origine d'une situation comparable et, pas plus que la baisse de la réserve alcaline ne réussit dans une alcalose ventilatoire brutale à contrebalancer la rapide ascension du pH, pas davantage la lente décomposition des bicarbonates alcalino-terreux d'une eau courante ne parvient-elle à compenser les pertes exagérées de CO_2 . D'où hypocapnie "aquatique", et intérieure..., alcalose..., aggravation de l'hypoxie... ?

Bref : Analogie des situations, homologie des symptômes, le "Mal des eaux d'aval" chez les Planaires ne ferait point figure de phénomène isolé, mais en inversant l'ordre de ses constituants imiterait le Mal des Montagnes : hypoxie compliquée d'hypocapnie.

*

*

*

* cf. l'explication biochimique de Laborit (H) in Agressologie, 1966, 7, 4, - et en particulier : "... l'hyperlactacidémie (nuisible) due à l'hyperventilation résulterait de l'impossibilité, en hypocapnie grave, de poursuivre un entretien correct du cycle tricarboxylique (carboxylation indispensable du pyruvique en maligne et en oxalo-acétique), d'où résulterait en définitive une inhibition des processus oxydatifs... Le rôle du CO_2 en tant que substrat métabolique devenait ainsi pour nous évident". (pp. 304-305 et 424...).

CHAPITRE TROISIEME : EFFETS BIOLOGIQUES (directs) DU G. C.

- mortalité - vitalité - (toxicité) -

- 1°) MORTALITE dans le G. C., et résistance au Stress -

- Par rapport à une eau carbonique d'amont, mortalité bien supérieure des Planaires dans une eau décarbonisée d'aval en cas "d'hostilité" des conditions d'élevage (oxygène, température, courant, souillure, etc...).

- Cet effet protecteur relatif de l'amont, majeur aux basses températures, s'affaiblit à chaud ; mais pour une part certaine une telle variation dépend du confinement expérimental, facteur d'hypoxie gravissime en amont et à température élevée.

- 2°) VITALITE dans le G. C. : croissance et maturation génitale -

avec une moindre certitude tenant aux conditions d'élevage défectueuses, conclusions calquées sur les précédentes :

- l'amont du G. C. semble plus favorable que l'aval à tous les stades du développement : éclosion, croissance, maturation génitale, fécondité...

- ... mais cet effet, manifeste à froid, s'estompe à chaud : contre-battu sans aucun doute par l'hypoxie, dans nos conditions expérimentales.

- 3°) TOXICITE du CO₂ LIBRE -

- expériences démonstratives de la toxicité d'une eau de source recarbonisée artificiellement à son taux primitif après ventilation ; paradoxes et contradictions.

- la discussion exclut diverses erreurs possibles, et conclut à la toxicité réelle et rapide (aux taux naturels) d'un CO₂ véritablement libre ; l'influence bénéfique des eaux hypogées s'expliquerait par une liaison physique de la majeure partie du CO₂ dissous avec les colloïdes minéraux.

- Bref, conception ternaire du CO₂ des eaux courantes : libre, "carbo-colloïdal", et bicarbonaté ; la première fraction seule (la plus faible) étant immédiatement diffusible, distinguée par l'hydrobionte mais confondue par le dosage avec la seconde.

BILAN GENERAL de l'influence DIRECTE du G. C.

... favorable à tous points de vue aux/^{eaux}hypogées naissantes.

- La stimulation (relative) du métabolisme par ces eaux constitue peut-être le noeud du problème.

I - MORTALITE DANS LE G. C. ET RESISTANCE AU "STRESS"

Autre la mortalité infantile dans les favelas de Saô-Paulo et dans les "beaux quartiers" du XVIème, autres aussi les conditions d'existence : ainsi les morts portent-ils témoignage de la valeur biologique globale de ce que fut leur milieu de vie.

Si "plaie de G. C." n'est pas mortelle en elle-même - nous parlons d'expérience... - du moins pouvait-elle se révéler aggravante. La question fut donc posée en ces termes par l'expérimentateur : des populations identiques de Planaires placées en différentes positions d'un G. C. affrontent-elles à armes égales l'adversité inhérente aux conditions naturelles (crue délabrante ou "mortes-eaux" tout autant traumatisantes, excès ou défaut thermiques quand souffle le chaud ou le froid, insuffisance d'oxygène et souillure organique, jeûne et blessures diverses dont celle que figure la fission, etc...), ou bien au contraire ces Planaires mènent-elles leur combat avec un handicap ici, et là nanties d'un avantage ?

Ce que nous savons maintenant du métabolisme dans le G. C. suggérerait bien une réponse logique, mais il restait d'en manifester la réalité.

Expérience 22.05.63

- Pour étude de l'éclosion, des cocons de D. gonocephala récoltés à la source du Buis avaient été placés en incubation dans deux cristallisoirs de 2 litres : eau de source en (A) de la fontaine Rigal, la même en (B) mais ventilée ; chacune, non agitée et isolée de l'air par un couvercle de contact, était renouvelée 3 fois par semaine.
 - Au bout de 21 jours, le 19 juin, tous les cocons étaient éclos de part et d'autre. L'élevage fut alors abandonné tel quel, à une température dépassant 20°, sans plus jamais y renouveler l'eau ni apporter une quelconque nourriture ; seule différence introduite : (B) débarrassé de son couvercle s'aérait par toute sa surface, au lieu que (A) avec le sien (non étanche) ne prenait l'air que par 5 % environ de celle-ci, quelques cm². Les teneurs respectives de CO₂ se maintiennent alors en (A) au-dessus de 0,5 mé, en (B) au-dessous de 0,2 mé.
 - Le 5 septembre, soit 2 mois et demi plus tard, de très nombreuses petites Planaires assez vivaces sont visibles en (A), filiformes et longues de 2 mm environ ; mais pas la moindre trace de vie ne se décèle en eau d'aval (B)...
- BREF : - des Planaires abandonnées dès leur naissance aux plus mauvaises conditions de vie qui soient pour elles : sans nourriture, en eau stagnante et non renouvelée, souillée par leur présence et non oxygénée en (A), le tout à une température voisine de 20° donc excessive pour l'espèce...
- Or en eau de source gardée à l'abri de l'air - à quelques cm² près - plusieurs ont pu survivre, mais aucune après ventilation préalable et aération continue.

Expérience 25.10.62

- Très comparable à la précédente quoique réalisée à basse température, dans un "débit continu" du type fig. 11 : alimenté par eau de source (Rigal), ventilée en (B), et agitée toujours, Température environ 15°. Trois cocons de D. gonocephala récoltés à la station III du Verdus sont mis à incuber dans chaque élevage.

- Le 20 novembre, un mois plus tard, deux éclosions de part et d'autre ont peuplé chacun des deux cristallisoirs de 8 litres d'une dizaine de mini-planaires. L'élevage est alors abandonné lui aussi tel quel : sans nourriture, sans renouvellement de l'eau, sans agitation ; (B) découvert prend contact avec l'air, (A) en demeure isolé à 95 % par son couvercle flottant non jointif.

- Le 5 décembre, soit 15 jours plus tard : la température avoisine 8°5 - $/CO_2/ = 0,9$ en (A) et 0,09 en (B). On observe en (A) une dizaine de Planaires longues de 2 mm, mais aucune en (B) : toutes sont mortes et désagrégées.

- AINSI : - des nouveaux-nés de la même espèce que précédemment ont été ici affrontés non plus à la sous-oxygénation (population moindre, récipients 4 fois plus vastes, température basse...) et aux excès thermiques tropicaux, mais à une froidure hivernale, sub-normale pourtant dans le biotope de l'espèce (Buèges : fig. 6).

- Les Planaires ont survécu en "Amont", celles d' "aval" ont disparu...

Expérience 19.11.63 (fig. 25,c)

- C'est celle-là même consacrée à l'étude du tropisme qui a déjà été citée au chapitre 2^{*} : élevages couplés de 20 P. felina et 6 gammares par cristallisateur de 8 litres, en eau de source isolée de l'air et en eau ventilée-aérée ; jeûne, basses températures, eau non agitée et changée tous les 3 à 5 jours.

- Outre les réactions tropiques décrites, et les différences observées de tonus sensitivo-moteur, on constate que la mortalité-morbidité revêt des aspects fort dissemblables en "amont" et en "aval", étant rappelé qu'à chaque nouvel essai de nouvelles Planaires relayaient les mourants et les morts :

- Essai 1 : (température finale : 11°) - 75 % de morts et mourants en (B), aucun en (A).
- Essai 2 : (température finale : 7°) - morbidité de 40 % en (B), 10 % en (A).
- Essai 3 : (température finale : 7°) - morbidité-mortalité supérieure à 50 % en (B), nulle en (A).
- Essais 4 et 5 : la température remonte au-dessus de 10° - aucun mort en (B) où l'on observe seulement quelques Planaires à tégument érodé.
- Essai 6 : chute brutale de la température aux environs de 0°, 60 % de morts et mourants en (B), aucun en (A) quoique 4 Planaires y aient été emprisonnées dans la glace (réchauffement très progressif à + 4°).

* 3.2.1.

- BREF : en eau carbonique naturelle, et maintenue telle, P. felina survit au froid (gel compris) à l'eau stagnante, au jeûne (à la moindre oxygénation), qui dans une même eau, aérée, lui sont fatals.*

Expérience 14.12.63

- Même dispositif que ci-dessus : double élevage (réuni par un pont de communication), non agité et à basse température : 3 à 7°. Eau (Rigal) isolée de l'air par couvercle en (A), découverte en (B) ; changement environ tous les 7 jours - Par cristalliseur de 8 litres : 9 D. gonocephala, 7 Gammares.

- Observation terminale du 9 janvier 1964 : (26ème jour de l'expérience - eau non renouvelée depuis 10 jours) Température 3°5 /CO₂/ $\frac{A}{B} = \frac{0,66}{0,13}$ - /HCO₃⁻/ = 4,45 de part et d'autre (pas de précipitation à froid).

- 1°) les Planaires : 12 en (A), 6 en (B), soit un coefficient de tropisme K = 2,0.

... en amont : 50 % sont excitables par la lumière du jour - 5 sont en parfait état anatomique, les 7 restantes ont la pointe de la queue sectionnée ou de petites érosions dorsales (hypoxie ?) mais les plaies apparaissent bordées d'un fin liseré noir qui traduit un processus actif de cicatrisation.

... en aval : une seule Planaire sur 6 paraît en bonne santé physique ; deux moitiés, l'une antérieure, l'autre postérieure : léthargiques, sans liseré noir cicatriciel ; tout le reste, mort, est dilacéré.

* "Ils ne mourraient pas tous, mais tous étaient frappés".

- 2°) les Gammares : 9 en (A), 5 en (B) : K. tropisme = 1,8. Vifs et actifs en amont, deux accouplements ; nombreuses crottes sur le fond du cristalliseur. Plus ou moins inertes en (B), couchés latéralement, aucun couples, peu d'excréments... etc...

- En CONCLUSION : une morbidité-mortalité massive en "aval", pour D. gonocephala (et à un moindre degré Gammarus) affronté(s) à l'hiver et à une eau peu oxygénante ; noter en particulier les différences dans la cicatrisation.

Expérience 12.09.62^{*} (fig. 28)

Antérieure aux précédentes, mais conclue trop hâtivement dans la conviction d'un échec, elle nous a permis cependant lorsque un an plus tard nous en avons repris et exploité le "journal" de donner a posteriori une formulation chiffrée aux conclusions précédentes.

DISPOSITIF EXPERIMENTAL : 12 élevages parallèles poursuivis pendant 45 jours environ (du 12 septembre au 27 octobre).

- leur biocoenose : 6 Planaires dans chacun en cohabitation : à parité une espèce d'amont (P. felina de 8 mm) et une d'aval (D. subtentaculata de 10 mm) - repas de Gammares trois fois par semaine.

- l'hydrophysique : bocaux "à conserve" de 1 litre, clos hermétiquement, ^{**}répartis en deux groupes inégaux pour être placés à des températures extrêmes d'aval : respectivement d'été ($20^{\circ} \pm 1$) et d'hiver

* déjà citée : 1.2.2.

** avec une poche d'air sus-jacente d'environ 30 ml, soit 6 ml d'O₂.

($9^{\circ} \pm 1$) - Les premiers, W (chaud), au laboratoire : sous lumière du jour indirecte, agités 12 h. par nycthémère^{*} ; les seconds, K (froid), au frigidaire : obscurité et absence de toute agitation.

- l'hydrochimie :

- a) chacun de ces deux groupes climatiques se subdivisait à son tour en 3 grands types chimiques :

- 1) eau de source Naturelle (N) : "l'eau mère", prélevée directement à l'émergence (Fontaine Rigal, St Guilhem), pourvue de son CO_2 d'origine mais pauvre en fer (calcaire) et surtout non saturée en O_2 (environ 75 %).
- 2) eau aérée Carbonique (C) : pour enrichir en oxygène cette eau de source sans l'appauvrir en CO_2 , nous faisons appel à l'appareillage utilisé déjà pour le dosage de ce gaz dissous (fig. 10) : une ventilation "sous cloche" d'une heure en présence d'un air "carbonisé" permet d'obtenir une eau sub-saturée en O_2 et, par suite des quantités utilisées, légèrement plus carbonique (1 mé/l environ au lieu de 0,75).
- 3) eau Aérée décarbonisée (A) : l'eau de source après ventilation de quelques heures.

- b) En dédoublant enfin chacune de ces trois catégories par l'adjonction (F) ou non de bicarbonate ferreux (macération carbonique de laine d'acier préparée de la façon habituelle), on aboutissait aux 12 élevages différents mentionnés, dont l'eau était renouvelée tous les 2 ou 3 jours.

* faute d'un nombre suffisant d'agitateurs magnétiques.

- "l'adversité" : de telles conditions d'élevage accumulaient en fait les éléments défavorables : la stagnation périodique ou permanente de l'eau pour 2 espèces rhéophiles, le surpeuplement (6 Planaires pour 1 litre) et, compte tenu des changements d'eau trop espacés, l'hypoxie (surtout à chaud, et dans l'eau naturelle de source : sous-concentrée), la souillure encore par les Gammarès tués destinés à l'alimentation, enfin les températures excessives pour une espèce et insuffisantes pour l'autre...

La mortalité fut trouvée à la mesure inverse de ces conditions déficientes : élevée. Mais à l'exemple des Gaulois que cite César au siège d'Avaricum^{*}, de nouveaux vivants prenaient au combat la place des morts sitôt que tombés, une réserve de Planaires étant conservée à cet effet (à basse température). De la sorte le chiffre de population dans chaque bocal demeurait constant, hors le court intérim précédant chaque relève.

RESULTATS :

- a) EXPRESSION (fig. 28).

Pour juger de la valeur des conditions de vie, nous n'avons retenu comme critère biologique dans cette expérimentation que la seule mortalité ; n'est-elle point en effet des plus représentatives, en même temps qu'exempte d'incertitude dans sa diagnose, et facile à exprimer sous une forme mathématique.

D'autres éléments certes existaient de différenciation des élevages, comme par exemple les fissions (qui épousaient assez fidèlement d'ailleurs dans leur fréquence les indices de mortalité), l'intégrité du tégument ou l'accroissement pondéral (variant au contraire en

* De bello gallico. Lib VII-25.

raison inverse de ces indices), etc..., mais aucun d'eux ne sera mentionné ici, qui nous parurent plus délicats à apprécier, à représenter, et d'interprétation incertaine.

- Le nombre absolu des morts par élevage de prime abord ne nous fournit aucune indication, car la durée pour chacun variait quelque peu, soit qu'il ait été interrompu prématurément ou entrepris avec retard ou encore modifié en cours de route, changeant par là de catégorie ; d'autre part, un retard de 1 à 3 jours se produisit parfois dans la relève des morts, de telle sorte qu'un nouveau décès survenant dans ces conditions ne devait plus être confronté à l'effectif théorique de 6 mais à la population vivante de 5 ou 4 Planaires... EN définitive, c'est au nombre de journées d'élevage^{*}, somme des produits de l'effectif réel des Planaires par les jours écoulés lui correspondant ($\sum JxP$) que la mortalité absolue fut rapportée ; ainsi, l'indice obtenu (%) de mortalité relative est significatif tout aussi bien du nombre quotidien de mort dans un élevage de 100 Planaires, que des décès décadaires pour un autre de 10 Planaires (à population maintenue constante).

- On notera pour finir que les indices qui figurent au tableau 28 procèdent de chiffres de JxP toujours plus élevés de la gauche à la droite, méritent pour cela de la part du critique une considération croissante, depuis la colonne A jusqu'à la colonne C.

- b) ANALYSE et DISCUSSION des résultats :

- I - la colonne (C).

Il en a été fait état en son temps (1-2-2). Elle vérifiait certaines notions relatives à l'action du facteur Température :

* par analogie avec les journées d'hospitalisation, dans la statistique médicale.

- ... effets "accélérateurs", "multiplicateurs", de ce facteur : la mortalité triple de "l'hiver" à "l'été" (8,1 contre 2,6).
- ... exigences thermiques différentes des espèces, en accord avec leur distribution ; Planaire d'amont craignant davantage le chaud (13,1 contre 3,5), Planaire d'aval plus fragile à froid (3,2 contre 2,1).
- ... "façon d'agir" différente enfin des deux niveaux thermiques 9° et 20°, chacun limitant, le premier pour D. subtentaculata et le second pour P. felina : massacre au "plafond", mais décimation seulement au "plancher" ($\frac{13,1}{3,5} > \frac{3,2}{2,1}$).

- II - la colonne (A).

- ... dont nous attendions la manifestation de l'influence éventuelle du facteur "fer dissous".
- ... Mais les indices établis ici pour des chiffres trop bas de JxP ont moindre valeur que dans les deux autres colonnes.
- ... Mais ils se contredisent à l'envie : si l'on en croit les élevages (4-9 et 12) comparés à leurs homologues pauvres en fer (3-8 et 11), la présence de ce métal renforce la mortalité ; cependant (2-7 et 10) par rapport à (1-6 et 8) affirment le contraire ; et que conclure pour (8) et ses deux "frères ennemis" (9 et 10) ?
- ... Mais encore l'importance des dépôts d'hydroxyde à 20° témoigne indirectement des faibles quantités de métal restées en solution* à cette température élevée...

Bref, une seule conclusion s'impose, évidente : que nous n'apprendrons rien ici de l'action éventuelle du fer sur la mortalité.

* Les dosages du fer par l' α . α ' dipyridile pratiqués avant le renouvellement de l'eau étaient régulièrement négatifs.

- III - reste enfin la colonne (B)

Essentielle pour notre recherche, et digne d'attention avec ses indices établis depuis des chiffres de 100 à 400 JxP ; elle apportera la démonstration arithmétique d'une influence du G. C. sur la mortalité par certaines circonstances naturelles défavorables.

Première Conclusion :

Le G. C. induit une différenciation dans la mortalité, à l'avantage de l'amont.

Dans un premier temps, nous ne comparerons pas aux eaux décarbonisées (A) d'aval (5 et 11-12) les eaux de sources (N), pourtant les plus NATURELLES, mais bien les eaux carboniques (C) sensiblement identiques au départ pour l'oxygénation (3-4 et 8-9-10). En effet, les conditions confinées (artificielles) de l'élevage et la moindre teneur en O_2 des eaux de source prédisposent a priori ces dernières aux sous-oxygénations graves prématurées, d'où interférence avec le G. C. d'un facteur parasite que l'amont dans la nature ignore... mais dont les Planaires ici prendront ombrage à coup sûr, ... et en fin de compte des résultats expérimentaux suspects.

La confrontation des indices des 2 catégories d'eaux aérées, carboniques et décarbonisées, va nous apparaître alors révélatrice d'une mortalité infiniment moindre en eau d'amont, avantage vérifiable aussi bien "l'été" que "l'hiver", et pour l'ensemble des Planaires comme pour chacune des espèces.

Dans ce dernier cas en particulier, les indices devraient nous satisfaire davantage qui, pour la Planaire en cause, correspondent aux températures les plus satisfaisantes : P. felina à fraîche tempé-

rature meurt environ 10 fois moins en amont qu'en aval (0,5 contre 4,8) et D. subtentaculata à chaud plus de 6 fois moins (1,3 contre 8,1). Le même effet "protecteur" de l'amont se retrouve cependant, encore qu'infléchi, pour les températures limites : l'excès de chaleur y épargne relativement P. felina (7,3 contre 18,4) et D. subtentaculata y supporte 20 fois mieux le froid hivernal (0,3 contre 6,0).

L'expérimentation semble ici confirmer en termes mathématiques deux sortes d'impressions laissées par nos observations écologiques des micro G. C. et mentionnées déjà dans nos descriptions : ... qu'à température optima (pour une espèce) l'essor démographique paraissait supérieur en eau naissante, ... et possible aussi la survivance, voire un certain développement, dans et malgré des conditions climatiques (saisonnières ou spatiales) marginales en regard de celles du macro biotope spécifique.

Citons enfin comme exemplaires deux élevages "en série" qui corroborent ces constatations faites "en parallèle" : il s'agit en l'occurrence de 10.W.C'F et de 12.W.AF, sigles correspondant non point à deux bocalx contemporains distincts mais en réalité aux deux phases successives d'un seul et même élevage, la première d'erreur, la seconde de rectification. Nous nous expliquons : 10.W.AF fut à l'origine entrepris qui se voulait en eau chaude aérée, décarbonisée, ferrugineuse (malgré ce qu'a d'incompatible en théorie le dernier qualificatif avec les trois précédents) ; l'adjonction faite, après ventilation, de quelques 100 ml de macération carbonique de laine d'acier méconnaissait totalement l'apport occulte de CO₂, qu'un contrôle

* D. gonocephala à la source du Buis et à Buèges V.

** par exemple, côté "chaleur" : à la station VI de la Buèges pour P. felina ; à celle des 2 Ponts de la Vis, à Hérault IV, pour D. gonocephala - ... côté "froid" : dans la source du Buis pour D. subtentaculata ; à la source du Pas de l'Escalette pour D. gonocephala etc...

analytique tardif devait remettre en mémoire ; le sigle primitif fut alors rectifié en 10.W.C'F et les errements technologiques modifiés (ventilation terminale) pour réaliser dorénavant un élevage véritablement décarbonisé : 12.W.AF.

Les indices de ces deux phases successives (carbonique puis décarbonisée) se passent de tout commentaire : aucun mort dans la première de 13 jours (indice nul) et 8 dans les 7 jours suivants (indice : 24,2 %).

Seconde Conclusion :

Les basses Températures accentuent l'influence bénéfique (relative) de l'amont.

A l'origine de cette réflexion un constat d'ensemble volontairement sommaire : la colonne (B) montre que le contraste entre mortalité d'amont et d'aval diffère de façon notable à froid ($\frac{0,4}{5,4}$) et à chaud ($\frac{4,3}{13,1}$). Donc le facteur température peut à juste raison être soupçonné d'intervenir dans le processus étudié.

Mais nous voici désormais en présence de deux variables, agissantes l'une et l'autre sur la mortalité : la Température, témoin privilégié d'une variation saisonnière, et la teneur en CO₂ libre, indicative d'une évolution spatiale. C'est dire là que si nous ne voulons point quitter les fonctions simples, à deux axes de coordonnées, il nous faudra intégrer à la mortalité l'une ou l'autre de ces variables ; autrement dit encore, le même problème pourra tour à tour être envisagé selon deux perspectives différentes :

... l'une saisonnière : comment varie dans le temps (en abscisse) : de l'hiver à l'été, la mortalité du G. C. (en ordonnée), plus préci-

sément l'effet protecteur relatif de l'amont par rapport à l'aval (mortalité amont / mortalité aval) ? ...

... et l'autre hydrographique : comment varie dans l'espace (en abscisse) : en amont et en aval, la surmortalité estivale (mortalité été / mortalité hiver - en ordonnée) ?

Plus que spéculation éthérée de clerc, ces deux perspectives "perpendiculaires" présentent chacune pour l'écologiste leur intérêt propre.

*

Il revient au même d'énoncer que la mortalité en amont par rapport à celle d'aval est de $\frac{0,4}{5,4} = \frac{1}{13,5}$, ou de parler - la notion étant acquise - d'un effet protecteur (relatif) de l'amont égal à 13,5 x : simple convention.

Cet effet protecteur, pour les deux espèces prises ensemble, nous l'avons trouvé différent à froid : 13,5 x et à chaud : 3,0 x ; ce qui donne à penser qu'en hiver (ou en montagne) bien plus qu'en été (ou en plaine) le bénéfice des sources est maximum, comme si la proximité des températures limitantes supérieures réduisait pour un facteur vital sa latitude de manoeuvre ?

Mais on pourra trouver grossière cette mise "dans le même sac" de deux espèces adaptées à des climats distincts : le chaud en effet, n'est pas seulement relatif au froid mais encore aux exigences de l'être vivant, et une même température n'a pas même signification biologique pour l'une et l'autre Planaire. Nous n'avons pas de la sorte à comparer 2 mais 4 niveaux thermiques, puisque aussi bien 20 degrés

apparaissent plus chauds à P. felina (limite "plafond") qu'à D. subtentaculata (optimum), et qu'inversement 9 degrés refroidissent davantage la seconde (limite "plancher") que la première qui s'y complaît (infra-optimum).

Les valeurs successives de l'effet protecteur de l'amont par rapport à cette "échelle biologique" de température vont alors affirmer de façon plus explicite encore l'orientation générale suggérée par les indices globaux ; en arrondissant à l'unité proximale, cela donne :

- "PLANCHER" - 1) pour D. subtentaculata à 9° : $20 \times \left(\frac{6,0}{0,3} \right)$
- meilleure - 2) pour P. felina à 9° : $10 \times \left(\frac{4,8}{0,5} \right)$
- OPTIMUM - 3) pour D. subtentaculata à 20° : $6 \times \left(\frac{8,1}{1,3} \right)$
- "PLAFOND" - 4) pour P. felina à 20° : $3 \times \left(\frac{18,4}{7,3} \right)$

Bref, le pouvoir protecteur s'amenuise de façon très régulière en regard de notre échelle ascendante qui, notons-le, correspond assez exactement aux 4 portions successives (1)-(2)-(3) et (4) de la courbe d'activité biologique figurée au graphique (7).

La précision apportée ici nous semble d'importance : cette involution se révèle ainsi tributaire de conditions thermiques en hausse, mais non pas physiquement, biologiquement : elle dépend de la réponse spécifique de la Planaire à ces températures, de l'intensité spécifique de son métabolisme.

Voilà qui rappelle à qui serait tenté de l'oublier que l'écologie consiste en l'étude de dialogues plus que de conditionnements, et que tout être vivant s'avère sujet actif avant qu'objet passif.

En présence de cette variation du pouvoir protecteur de l'amont contraire à celle de la température, une explication simple vient à l'esprit. Dans la mesure où température et amont du G. C. stimulent l'un et l'autre le métabolisme, on admettra sans peine que la déficience relative du premier de ces facteurs rende plus indispensable l'efficience vicariante du second, le fasse valoir davantage*. Inversement, dans une perspective acido-basique par exemple, une stimulation physique par la chaleur de la biologie rendrait d'autant moins nécessaire encore sa stimulation chimique (extérieure) par le CO_2 que justement la production accrue de ce corps par l'animal assurerait la relève, à l'intérieur ; l'alcalose gazeuse de l'aval par hyperventilation se verrait compensée par la "fièvre" estivale, ne deviendrait injure gravissime que pour un métabolisme d'hibernation.

Cette explication malheureusement pourrait bien n'être que verbale car elle suppose une variation hiverno-estivale de la mortalité marquée surtout en aval, avec en amont une relative constance, or c'est bien le contraire qui se produit.

Cessons en effet de suivre dans le temps la variation spacio-temporelle de la mortalité (le pouvoir protecteur de l'amont), et considérons maintenant dans l'espace comment se présente sa variation hiverno-estivale.

Ce changement de point de vue sur le même problème (l'influence de la température) ne saurait aboutir évidemment à des conclusions différentes, encore que les perspectives ouvertes soient autres. Dans le premier cas nous avons été conduit à mettre l'accent sur un effet protecteur, c'est-à-dire sur "la défense" au lieu qu'ici cet

* H. LABORIT (1966) maintient la pCO_2 intratissulaire à un taux bénéfique par l'administration d'Acétazolamide (inhibiteur de la carboanhydrase)- Une pCO_2 extérieure élevée n'agit-elle pas de même en limitant les pertes ? ... Et la température en accroissant la production ?

accent va se porter tout naturellement sur l'adversité, c'est-à-dire encore sur "l'offense".

La mortalité d'ensemble en effet (colonne C) s'accroît de l'hiver à l'été (le grand soleil accentue les contrastes, pose en termes aigus les problèmes latents !). Certes, la progression diffère selon l'espèce : de 620 % ($\frac{13,1}{2,1}$) pour P. felina d'à peine 11 % ($\frac{3,5}{3,2}$) pour D. subtentaculata - rien que de normal en cela puisque la signification change des mêmes températures, qu'une Planaire a pénétré dans un volcan, que l'autre revient de Sibérie... - mais même la seconde voit augmenter sa mortalité (cf. aussi colonne B : en amont $\frac{1,3}{0,3}$, en aval $\frac{8,1}{6,0}$...) preuve que, en passant de l'hiver à l'été, "l'adversité" s'est aggravée dans les conditions de l'élevage (davantage simplement pour P. felina, qui fait ainsi figure de "point sensible").

Or, cette aggravation se fait de façon inégale aux deux extrémités du G. C. : en arrondissant nous la trouvons pour P. felina de 15 x en amont ($\frac{7,3}{0,5}$), de 4 x en aval ($\frac{18,4}{4,8}$), et respectivement de 4 x et 1 x ($\frac{1,3}{0,3}$ et $\frac{8,1}{6,0}$) pour sa compagne*. Bref, sous les différences spécifiques, le même contraste oppose l'amont et l'aval : la sur-mortalité à chaud, le "Scylla" estival a pour les deux espèces progressé en amont 4 fois plus vite qu'en aval.

Tout d'abord, ceci tendrait à infirmer l'explication proposée plus haut qui appelait une variation majeure en aval.

* les indices globaux auraient donné pour les 2 espèces ensemble une progression de 2,4 x en aval ($\frac{13,1}{5,4}$) et de 11 x soit 4 fois plus en amont ($\frac{4,3}{0,4}$).

D'autre part il peut sembler à première vue paradoxal de voir galoper précisément en amont la mortalité quand la difficulté s'accroît, là même où les conditions physiologiques et biologiques ont été trouvées les meilleures. En fait, ce serait plutôt une règle générale ; une panne d'électricité ne touche-t-elle pas davantage le New-Jersey que la Mauritanie ? Et l'enfant ou la femme enceinte, au métabolisme plus intense, ne craignent-ils pas davantage une avitaminose, voire un simple retard sur l'horaire des repas ? Car plus la vie est intense, sociale ou animale, plus les besoins sont grands, et douloureuse une même carence. Telle Planaire qui vit en aval au ralenti admettra mieux de manquer par exemple d'oxygène, tout comme celle en hibernation supporte le jeûne sans en paraître affectée. Activité étant synonyme de consommation, qui dit consommation brandit plus haut le spectre de la famine (famine qui pour d'autres serait festolement) : le relatif prime sur l'absolu.

Bref, envisagée sous cet angle, l'exagération en amont de la surmortalité estivale, indice d'une hostilité accrue du milieu, pourrait traduire loco dolenti une plus grande insatisfaction RELATIVE des besoins, au premier rang desquels les besoins en oxygène.

Troisième Conclusion :

Pour une part au moins, cette influence constatée de la Température est un artéfact expérimental.

Influence donc très manifeste de la Température sur le conditionnement de la mortalité par le G. C., mais une interprétation qui ne laisse pas d'être délicate : les eaux de source Naturelles (1-2 et 6-7) pourraient nous y aider, que nous avons délaissées jusqu'à présent.

Ces eaux ne différaient des eaux aérées Carboniques (C) que sur un seul point (en principe) : une moindre teneur initiale en oxygène, or les indices de mortalité s'en trouvent infléchis. Pour les deux espèces ensemble nous les voyons, à froid et à chaud, intermédiaires entre ceux d'Amont et ceux d'Aval ; pour chacune à son optimum thermique, ils inclinent sans doute davantage vers le chiffre d'amont le plus favorable : 1,7 pour P. felina à 9° (indices amont/aval : 0,5/4,8) et 2,5 pour D. subtentaculata à 20° (1,3/8,1) ; mais rien ne va plus par contre aux températures limitantes, puisque la mortalité en eau de source excède même celle d'aval^{*} : 7,0 > 6,0 pour D. subtentaculata à 9°, et 20,2 > 18,4 pour P. felina à 20°.

Nul doute ici que ces chiffres intermédiaires ne traduisent la contradiction inhérente aux eaux de sources (confinées) : plus de CO₂ qu'en aval favorable au métabolisme, mais moins d'O₂ pour le satisfaire : donc un seuil critique plus précocement atteint. Si donc une sous-concentration en O₂ se révèle susceptible d'aggraver les chiffres de mortalité observés dans une eau aérée carbonique, les hautes températures responsables de consommation accrue en O₂ auront en milieu confiné les mêmes conséquences qu'une sous-concentration (aggravation estivale de l'adversité), et davantage encore en amont où déjà le CO₂ stimule cette consommation (restriction voire négativation de l'effet protecteur). Ainsi le bénéfice de l'eau carbonique se manifesterait davantage à froid qu'à chaud dans notre expérimentation pour la simple raison que le problème des sous-oxygénations critiques ne s'y pose alors que tardivement sinon pas du tout, que le G. C. est alors

* cf. les prisonniers sous-alimentés tués par un apport intempestif de nourriture et les pays sous-développés, appauvris par une assistance malhabile (?).

seul en cause, ce qui n'est plus du tout le cas aux températures élevées. L'explication nous semble peu contestable ; n'avons-nous pas vu déjà lors de l'étude du Plafonnement (exp. 10.09.63)* celui-ci s'exagérer à l'occasion des surconsommations d'oxygène : ponte, et surtout hautes températures... ?

Dans ces conditions l'involution à température croissante de l'effet protecteur du G. C. ne serait qu'un artéfact expérimental - "enfant naturel" du confinement - sans aucune portée pratique.

*

La même expérience 10.09.63 cependant montre dans le G. C. une différenciation plus marquée en hiver de l'activité des Planaires, évolution comparable par conséquent à celle de la mortalité. Mais ici, le moindre contraste estival résulte moins d'une baisse (relative) d'activité en amont que d'un réveil patent en aval : ce qui étaye notre première hypothèse d'un relais du CO₂ par la chaleur dans les eaux aérées.

En définitive, nous ne saurions trancher : s'il nous semble assuré que la moindre protection estivale de l'amont contient une part d'artéfact : tient à la situation confinée artificielle des élevages, propice aux sous-oxygénations critiques,** nous n'affirmerons en

* 3-2-2 et fig. 26.

** Notons que le confinement joue un rôle révélateur en cas de sous-oxygénation différenciée, mais n'est pas entièrement artificiel. La transformation en effet "par ses soins" d'une hypoxie relative (imputable à la stagnation, à la chaleur, à la présence de CO₂...) en une anoxie absolue et fatale n'enlève rien à la réalité de la dite hypoxie. Il y a caricature sans aucun doute ; les choses ne se passent pas dans la nature aussi brutalement que nous le voyons en expérience, mais l'orientation indiquée demeure pleinement valable, malgré que soulignée à gros traits.

rien que cette explication est exhaustive, qu'elle exclut toute possibilité d'une variation similaire dans les conditions naturelles, liée dans ce cas pour partie peut-être à une suppléance en aval de l'hypocapnie par la chaleur.

*

Pour RESUMER et CONCLURE...

... ces différentes expériences sur la mortalité des Planaires et leur résistance au stress dans le gradient carbonique, nous en rappellerons d'abord le commun dénominateur et les résultats superposables.

... le commun dénominateur :

- d'une part, des élevages couplés, opposés du point de vue carbonique : eaux de source riches et eaux ventilées pauvres, mais à peu près semblables quant au reste ; l'oxygène dissous en particulier différerait parfois mais de peu, et surtout présentait toujours des teneurs très inférieures à celle des eaux courantes, sinon franchement insuffisantes, reflet d'une situation confinée.

- d'autre part, de multiples conditions létales : outre l'hypoxie, des températures trop élevées ou basses pour l'espèce, surpeuplement, souillure, stagnation, jeûne, etc...

... les résultats superposables :

- avant tout, une différenciation **dans le G.C. de la mortalité** imputable à ces ~~stress~~ stressés divers : mise en évidence d'un effet protecteur (relatif) des eaux hypogées naissantes, par comparaison avec les eaux épi-gées aérées. Conclusion valable pour plusieurs espèces, à différentes températures, aux âges les plus extrêmes...

- plus accessoirement, cette protection se manifeste davantage aux basses températures (pour une espèce considérée), ou bien encore : l'amont aggrave la plus grande hostilité estivale des conditions de vie. Mais nous ne savons dire dans quelle mesure ce résultat d'une part constitue un artéfact expérimental lié au confinement, et d'autre part répond à une évolution effective dans la situation des eaux courantes. Il est bien vrai en effet que la chaleur peut, en intensifiant les combustions, provoquer une anoxie anticipée en amont dans des élevages confinés ; mais il est non moins vrai qu'elle peut aussi en stimulant le métabolisme d'une Planaire hypocapnique suppléer en partie à la carence du milieu en CO_2 . Le fait que le premier mécanisme semble prévaloir dans notre expérimentation (sur-aggravation en amont de la mortalité estivale) n'est pas exclusif de l'intervention du second dans la nature.

*

Après le COMMENT, le POURQUOI de ces différences de mortalité dans le G. C. : Rôle de l'équilibre acido-basique extérieur, et intérieur ? Action spécifique de la pCO_2^* ? Métabolisme plus ou moins intense, c'est-à-dire vitalité majorée ou non ? ... Ce sont là à vrai dire hypothèses vraisemblables plus que conclusions fermes.

Nous intéresse davantage la lumière que ces notions projettent sur nos observations écologiques. Le rôle s'éclaire maintenant assumé par les micro G. C. dans les micro biotopes : l'eau naissante des profondeurs du sol serait plus qu'attirante et stimulante, mais FONDE ces "Réserves naturelles" que nous avons décrites, milieux préservés dans l'espace et dans le temps, avant-postes marginaux des

* cf. H. LABORIT (1966) et note p. 402.

biotopes, foyers de survivance et autres oasis pour garantir la pérennité de l'espèce "quand s'ouvrent les écluses du ciel" ou "quand souffle un vent d'Est brûlant".^{*}

II - VITALITE DANS LE G. C.

Développement et maturation

On atteint aussi bien les Indes par la route de l'Est que par celle de l'Ouest, et cela peut paraître redite ou "pléonasme" que de créditer l'amont du G. C. d'abord d'une moindre mortalité, ensuite d'une vitalité supérieure, qui ne sont que l'envers et l'endroit d'une même influence biologique, favorable. En réalité, si la signification reste identique des aspects négatifs et positifs de cette influence, la connaissance des seconds instruit davantage.

La pratique encore contredit l'équivalence logique : la route de l'Ouest ne fut découverte que bien longtemps après l'autre, et démontrer l'incidence du G. C. sur la morbidité-mortalité nous fut moins malaisé que reconnaître et mettre en évidence son action sur la croissance ou la reproduction.

Il faut en effet si peu de temps pour mourir, quelques instants, qu'un geste peut suffire pour distraire momentanément la Camarde et de la sorte s'affirmer efficient, mais trop d'années sont nécessaires pour faire un homme, tant de semaines pour une Planaire, tellement de conditions réunies pour un développement, une VIE... Un peu de poison - que le verre tombe et se casse, et peut-être... ? -

* Genèse : VIII - Jonas : IV.

"Madame se meurt, Madame est morte"..., alors que 20 ans sont requis de soleil et d'ergostérol quotidiens pour dresser un squelette valable (et ce n'est pas un nuage ou le manque d'un jour qui font les "thorax en carène"...). Bref, la dimension DUREE s'impose pour que s'inscrivent et se manifestent des influences biologiques positives, tandis qu'on la pouvait négliger bien davantage dans l'appréciation d'influences physiologiques ou létales.

Or la durée complique les choses : révèle la fragilité des fondations, la légèreté des sentiments, la précarité des conditions d'élevage. Une fissure, un faux-pas, un retard surviennent, qui remettent en question de façon irréversible parfois des jours et des semaines de rectitude. Si notre étude s'est intéressée d'abord aux effets physiologiques, au gauchissement de la mortalité par le G. C., c'était moins par un choix hautement motivé que pour la facilité plus grande d'entreprises propices aux lectures immédiates. L'insuffisance des moyens matériels dont nous disposions se pouvait tolérer ici mais non là, où elle a fait difficulté sinon obstacle insurmontable à la démonstration d'une influence à long terme ; difficulté jamais entièrement résolue d'ailleurs : les résultats expérimentaux s'en ressentent, moins satisfaisants, plus contestables qu'auparavant lorsqu'il ne s'agissait que d'apporter la preuve d'actions sans lendemain.

Et difficultés rien moins que subjectives : un enfant saurait fournir pour quelques heures assez d'oxygène à une Planaire, mais il faut plus qu'un adulte, plus que de la compétence*, plus que des moyens matériels, pour maintenir des semaines durant dans un élevage une

* justification de notre première partie.

oxygénation toujours au-dessus des besoins vitaux ; la moindre défaillance peut rendre les conclusions de l'expérience aberrantes ou pour le moins suspectes. Ainsi le tableau 28 (Exp. 12.09.62) vient de nous montrer l'inversion possible (pour P. felina, à 20°, en eau de source) des résultats escomptés (une moindre mortalité en amont) ; cela pour quelques malheureux ml d'O₂ manquant à l'origine, ou quelques heures de retard dans un changement d'eau, ou quelques degrés thermiques en trop dans l'élevage, ou quelques Planaires en surnombre, ou une agitation en défaut...

*

Donc, la prolongation des élevages, indispensable à l'actuelle démonstration, multipliait les difficultés, rendait patente en particulier la mauvaise qualité technologique d'installations de fortune.* Faute de pouvoir alors améliorer ces dernières au-delà d'un plafond rapidement atteint, force nous fût de sélectionner nos diverses expériences pour rejeter toutes celles que plusieurs conditions, incidents ou errements rendaient a priori suspectes de perversité dans leurs résultats.

Trop nombreuses expériences - dont le nombre était à la mesure de l'incertitude de leurs conclusions - sur des cocons et des microplanaires écloses, sur des impubères et des nubiles, des amputées et des intègres, des Nordiques et des Méridionales, à froid, à chaud,

* Nous ne disposions pas de chambre isotherme, mais, séparés par 40 km de distance, d'un local trop chaud en permanence (20° et plus) et d'un autre variant dans sa température de 5 à 25° suivant la saison. Nous n'avons jamais eu qu'un maximum de 3 agitateurs - Pas d'alimentation en eau courante de source (sauf celle du Lez : chlorée, et aléatoire) ; c'est nous-mêmes qui courrions plutôt la prélever à plusieurs kilomètres, etc...

en eau stagnante ou courante, aérée et confinée, au laboratoire comme dans la nature... Toutes donnaient quant au G. C. des résultats contradictoires : la différenciation biologique observée plaidait tantôt en faveur de l'amont et tantôt à l'avantage de l'aval ; la vérité d'hier se métarmorphosait parfois dans le même élevage en contre-vérité de demain. Risque alors, et tentation pour l'expérimentateur : choisir subjectivement, ne retenir des résultats que ceux favorables à la "thèse" en ignorant les tenants de "l'anti-thèse"... Mais une seule conduite à tenir autorisée, en trois étapes : inventorier les causes de subversion possibles, dépister celles-ci dans chacun des élevages, sélectionner enfin "les brebis et les boucs".

- 1°) L'INVENTAIRE des éléments subversifs : au premier chef et très loin devant toutes autres causes susceptibles de perturber les expériences, les sous-oxygénations inégales dans les élevages couplés.

Cet "ennemi public n° 1" était introduit déjà dans la place, rivé que nous étions peu ou prou au confinement, conservateur du CO₂. La chaleur, la stagnation, les changements d'eau trop espacés, aggravaient l'hypoxie, cependant que l'emploi en amont d'eau de source naturelle et la ventilation continue de l'aval en exagéraient l'inégalité ; mais aurait-on même nivelé au départ cette dernière (eau aérée carbonique et eau d'aval confinées) qu'elle aurait rejailli de ses cendres comme Phoenix, par le jeu des différences de consommation inhérentes au G. C. lui-même. Subversion irréductible donc, que l'on s'efforçait seulement de contenir - sans pouvoir l'éliminer jamais - par les basses températures, l'agitation, les vastes récipients, etc... tout cela pour autant que nos moyens le permissent.

- 2°) Leur DEPISTAGE dans les expériences.

Il était parfois des plus faciles ; un simple examen attentif des conditions expérimentales permettait de les déceler. Ainsi dans l'expérience 23.11.63 sur le tropisme, les essais 6-8-10 et 12 se déroulent à une température élevée (supérieure à 20° - sauf le dernier) et pendant une durée prolongée (supérieure à 2 jours - sauf le premier) : déjà ces deux éléments constituent à eux seuls une grave menace pour les concentrations en oxygène. Qu'observe-t-on alors concernant la vitalité (fissions, malades et morts) ? Des bilans contradictoires (fig. 25-a) : favorable à l'amont en (6), préjudiciables ailleurs. L'explication nous paraît évidente dès l'instant que les éléments de subversion (fauteurs de sous-oxygénation) ont été identifiés : en (6), la brièveté relative et l'absence d'aération en aval tendent à niveler et limiter les sous-concentrations en O_2 , le rôle protecteur de l'amont pourra se manifester ; mais dans les 3 essais suivants, leur prolongation et l'aération en aval auront un effet exactement contraire, placeront l'amont déjà quelque peu infirme du point de vue oxygène en situation d'infériorité relative grave, d'où les bilans défavorables à son égard.

Dans d'autres cas, la subversion était absente des conditions habituelles d'élevage (y disposait tout au plus de "complicités"), mais se manifestait lors d'accidents ou d'incidents survenus en cours d'expérimentation et bientôt suivis de modifications biologiques péjoratives. Toute possibilité de démonstration relative à notre problème se trouvait alors remise en question, mais du moins le G. C. se trouvait-il lavé de tout soupçon. Par exemple, l'expérience 14.12.62 fut longuement prolongée 6 mois, avec un débit continu (type fig. 11) de 32 litres d'eau de source par nyctémère, et cependant

distraite de nos résultats : non point que l'oxygénation fut insuffisante en amont de façon habituelle (l'aval était lui surventilé en permanence), mais parce qu'à plusieurs reprises des "clochers thermiques" se produisirent dépassant 20°; non contents alors d'accélérer la consommation d'oxygène, ces "clochers" avaient certain jour floclulé massivement les colloïdes pseudo-dissous en amont au point de colmater les filtres, d'obturer les canalisations, d'interrompre en définitive le débit quelques 24 heures durant... ce dont les Planaires d'amont prirent ombrage (hypoxie !) : présentant des lésions cutanées surtout céphaliques et, après cicatrisation de celles-ci, un retard ultérieur dans leur évolution.

... Ainsi, quelques heures avaient fourni une réponse péremptoire ; mais pouvait-on croire un instant que cette réponse était la bonne, celle qui mûrissait lentement dans le secret depuis des semaines ?

- 3°) SELECTION :

La seule sanction possible du dépistage était évidemment la relégation des expériences véreuses ou suspectées de l'être ; car le même incident qui dans une expérimentation de physiologie eût été sans conséquence - le simple remplacement des Planaires "endommagées" réglant la question - imposait ici d'interrompre l'élevage ou plus tard de n'en point tenir compte, de crainte que des lésions (secondaires à vice de construction ou défaillance inter-courante du dispositif), méconnues dans l'instant et cicatrisées par la suite, n'aient ^{*}perverti les résultats, abouti à des conclusions erronées, voire aberrantes.

* "avec I.P.P." : invalidité permanente partielle.

Une sélection trop sévère cependant n'eût fait grâce à aucune ; d'où un compromis, un "petit reste élu" que nous allons présenter, encore que non exempt de toute critique. Il est des enfants pour qui l'on affronterait l'échafaud en se portant garant de leur honnêteté ; ce "petit reste" même n'est point de ceux-là.

*

Incubation de cocons dans le G. C.

Principe - en eau renouvelée tous les 1 à 2 jours, de température 17-18° (sauf la seconde des expériences : 12°)...

- ... des cocons de D. gonocephala (parfois mêlés de D. lugubris) en provenance d'un même gîte naturel, répartis en 2 lots égaux (10 à 15 par litre d'eau), placés respectivement sous couvercle de contact en eau carbonique de source (0,4 mé de CO₂ environ) et dans la même ventilée (moins de 0,1 mé).
- Les microplanaires écloses sont enlevées au fur et à mesure.

Expérience 12.09.62 bis^{*} - source Rigal, à 18°5 (de 17°5 à 20°) ; agitation à mi-temps - 10 cocons de D. gonocephala du Verdus par bocal de 1 litre -

- RESULTATS : l'éclosion s'étale sur 16 jours (dernier oeuf éclos en aval).

- durée moyenne (en jours) de l'incubation pour les premiers 80 % des cocons = $\frac{A}{B} = \frac{5,7}{8,5}$

- Pourcentage d'éclosions au 20ème jour : $\frac{A}{B} = \frac{90}{80} \%$

* distincte de son homographe 12.09.62, trois fois cité.

Expérience 20.03.63 - source Rigal, à 11° (de 10° à 14°5) ; non agitée, renouvelée 3 fois/semaine - 20 cocons de la source du Buis, de D. gonocephala surtout ; quelques uns de D. lugubris et Dendrocoelum lacteum.

- RESULTATS : éclosion étalée sur 39 jours (dernier oeuf éclos en amont).
- durée moyenne (en jours) de l'incubation pour les premiers 90 % des cocons : $\frac{A}{B} = \frac{16,5}{18,0}$
- Pourcentage d'éclosions au 52ème jour : $\frac{A}{B} = \frac{100}{90} \%$

Expérience 22.05.63 - source Rigal, naturelle (0,5 CO₂) et ventilée (0,2 CO₂), à 17° (16 à 19°) ; non agitée, changée tous les jours - 27 cocons de D. gonocephala par cristalliseur.

- RESULTATS : éclosion étalée sur 30 jours (dernier oeuf éclos en aval).
- durée moyenne de l'incubation pour 100 % des cocons :
 $\frac{A}{B} = \frac{17,5}{18,8}$
- Pourcentage d'éclosion : $\frac{A}{B} = \frac{100}{100} \%$

Bilan^{*} et conclusions d'ensemble -

... des cocons d'origine diverse et d'âge incertain, mais récoltés en mêmes temps et lieux.

* NGUON DHARA (p. 76), pour 2 lots identiques de D. lugubris placés à 17-18° en eau de source ventilée ou non, observe : - 1) 50 cocons pondus en A contre 27 en B, les seconds de taille moindre - 2) une éclosion plus précoce en A (moyenne 8 jours) qu'en B (19 jours). - 3) la désagrégation post-partum des géniteurs, plus précoce en B qu'en A.

- ... une oxygénation non satisfaisante pour eux et davantage en amont : surpeuplement, eau changée rarement et surtout absence de courant.
- ... une incubation malgré cela favorisée en amont : écourtée, avec davantage d'éclosions (2 fois sur 3).

Donc, l'oxygénation notoirement déficiente en amont interdit de prendre au pied de la lettre les chiffres obtenus, mais ne donne que plus de poids à l'orientation qu'ils dessinent ; les eaux d'amont seraient relativement plus favorables que l'aval au développement des embryons (toute question de nourriture exclue, par construction même).

*

Expérience 10.09.63

Déjà citée au précédent chapitre^{*} pour étude de l'activité des Planaires dans le G. C., elle visait surtout à mettre en évidence une éventuelle différenciation biologique.

- a) DISPOSITIF (rappel) et DEROULEMENT de l'expérience -

- deux cristallisoirs de 8 l. avec chacun 7 D. gonocephala de 3 mois (12-15 mm) et 10 P. felina (4-9 mm) - Durant les 4 mois d'expérience, la taille des 2 espèces s'accrût dans l'ensemble, et des phénomènes de reproduction furent observés : ponte de la première, fissions pour les secondes.

* 3-2-2, fig. 26 et annexe XIII - 1°.

- "en amont" (A) : eau de source (Rigal - 0,5-0,6 mé de CO₂) enrichie en bicarbonate ferreux ; "en aval" (B) : la même eau de source décarbonisée par addition initiale puis biquotidienne d'eau de chaux (0,1-0,2 de CO₂) - agitation permanente, couvercles non jointifs, eau renouvelée tous les 2 à 3 jours selon la température (plus souvent à chaud), et repas de gammares au même rythme. - du 10 septembre au 9 janvier, la température s'abaissa assez progressivement de 18° à 7°.
- la concentration en O₂, identique de part et d'autre à l'origine (par construction) et inférieure à la saturation (environ 70-80 %), tombait avant renouvellement à des chiffres très insuffisants comme un certain nombre de faits le donne à penser :

... des Faits de constitution, exposés ci-dessus : la non-saturation initiale, le confinement, les changements rares, la température élevée au début (18°), le surpeuplement (17 Planaires, ... et plus tard les cocons, les individus divisés) etc...

... des Faits d'observation : diverses manifestations morbides (léthargie, lésions cutanées...), en particulier lors des retards pour renouveler l'eau ; en relation également avec ces retards, les divisions répétées de P. felina, de même signification, qui aboutissaient à des individus de taille toujours moindre (surtout au début) avec désagrégation des fragments mineurs ; l'importance encore du plafonnement^{*} : 20 à 40 % des Planaires, sauf en aval à l'époque la plus froide ; la rhéophilie des ovigères^{**} etc... tous phénomènes que nous savons maintenant dépendre d'une sous-oxygénation :

* fig. 26.

** 3-2-2 et 1-3-1.

Bref, une Hypoxie habituelle :

- trihebdomadaire ;
- bilatérale, mais aggravée en amont par le G. C. ;
- moins aigüe à mesure que la température s'abaissera.

- b) RESULTATS et INTERPRETATION :

- Rappelons la différenciation physiologique manifeste entre l'amont et l'aval de l'excitabilité-activité et du plafonnement. Bilan irréfutable en faveur de l'amont (fig. 26).
- Le bilan biologique terminal (à 7⁹⁵) plaide aussi en sa faveur à une exception près :
 - 1) pour D. gonocephala les 7 Planaires "d'amont" initiales répondent à l'appel (aucun mort), avec une taille doublée en 4 mois (25-28 x 3-5 mm), toutes actives et excitables à cette température ; micro-érosions du tégument pour deux d'entre elles (hypoxie ?) - En "aval" : une morte (et une tuée accidentellement), taille moyenne bien moindre pour les 5 restantes (18 x 3 mm) dont 2 seulement sont excitables et actives ; micro-érosions sur l'une des trois autres, léthargiques.

Un seul point qui laisse perplexe : 4 cocons pondus en amont contre 12 en aval ; faut-il porter au compte d'une involution post-partum la taille inférieure observée en aval ?

- 2) pour P. felina, un score plus décisif : 9 Planaires d' "amont" vives et actives, florides : taille moyenne 11 x 2 mm (de 15 x 3 à 7 x 1) ; la moitié d'entre elles montrent un appareil copulateur et des organes musculo-glandulaires (OMG) bien développés et visibles. Par contraste 8 Planaires "d'aval",

léthargiques, à une exception près "fatigable" d'ailleurs et la seule à montrer visiblement des formations sexuelles ; 5 sur 8 portent des traces de division, la taille moyenne se situe autour de 6 x 1 mm (de 12 x 2 à 3 x 0,5), moitié moindre qu'en amont.

Au total, un bilan nettement favorable aux eaux d'amont, pour les 2 espèces : taille, vitalité, morts... sauf pour la ponte et les divisions.

- Cet apparent paradoxe va nous conduire à considérer l'état biologique en cours d'élevage : le journal d'expérimentation dégage alors une physionomie quelque peu différente de ce qu'elle deviendra in fine. Deux phases distinctes semblent pouvoir être opposées :

- 1) la première étendue jusqu'au début de décembre, se déroule à des températures comprises entre 18° et 13°5.

La comparaison des P. felina y est plutôt à l'avantage de celles d'amont (vitalité-taille...), mais les D. gonocephala sont en aval plus grosses et plus fécondes : ponte de 7 cocons au cours du mois de novembre ; la même espèce en amont montre une taille inférieure, et nulle ponte.

- 2) la seconde physionomie, celle-là même que nous retrouverons dans le bilan terminal, se dessine courant décembre, après que la température s'est abaissée rapidement de 5 degrés en quelques jours (de 13°5 à 8°5).

Le léger avantage de taille des P. felina d'amont se transforme en une suprématie écrasante : la croissance se poursuit pour elles, alors qu'elle stationne en aval. Même tendance pour D. gonocephala : celles d'amont grossissent et se mettent à

pondre, tandis que celles d'aval stationnent ou régressent avec une ponte ralentie, à l'image de leur activité.

Bref, le bénéfice des eaux d'amont, minime ou incertain aux températures estivales, s'affirme à température hivernale.

- Conclusions

- 1) malgré ses incertitudes nombreuses et contradictions, cette expérience semble indiquer une action favorable de l'amont (relativement à l'aval), tant sur le comportement sensitivo-moteur que sur le développement des Planaires.

L'hypothèse ne semble pas devoir être retenue ici d'une involution post-partum pour la taille moindre des D. gonocephala de (B) - encore que le phénomène soit décrit par les auteurs - la seconde période en effet, du 9 décembre au 9 janvier, étant contemporaine d'une ponte identique en amont (4 cocons) et en aval (5 cocons). On ne peut pas davantage justifier la taille supérieure des P. felina d'amont par leurs divisions moins nombreuses, car si effectivement elles furent plus fréquentes en aval, le caractère en était anormal : dégénérescence d'un fragment sur deux et quasi-incapacité des Planaires à acquérir en 4 mois d'élevage une taille supérieure.

Par analogie avec le terme déjà utilisé de "super-espèce", ne peut-on parler ici de super-sôma démographique, et constater pour les deux espèces, et surtout durant la seconde phase (hivernale), son moindre développement (relatif) en aval, sinon sa stagnation voire son involution ?

- 2) Cette influence biologique directe du G. C., plus manifeste pour P. felina que pour l'autre espèce, s'affirme aussi davantage à basse température.

Nous ne reprendrons pas ici la discussion déjà faite : la question reste posée de savoir s'il s'agit là d'une évolution effective dans la nature ou exclusivement d'un artéfact expérimental, conséquence des conditions d'élevage artificielles et contradictoires, facteurs de sous-oxygénations gravissimes à chaud et en amont (d'où lorsque l'hiver les améliore, la majoration observée de "l'effet carbonique" ?). Comme dans le cas du plafonnement et de la mortalité, ce second processus semble peu contestable ; mais est-il vraiment le seul à intervenir ?

*

Expérience 12.12.62

- a) DISPOSITIF d'élevage : 3 cristallisoirs de 8 litres -

(A) amont : eau-mère de la fontaine Rigal (St G.) avec les caractéristiques moyennes suivantes : $/\text{CO}_2/ = 0,6$ - $/\text{HCO}_3^-/ = 4,4$
 $/\text{O}_2/ = 80 \%$ sat. (à 13°).

(A.F.) amont ferreux : la même enrichie à saturation par macération de laine d'acier.

(B) aval : eau-mère ventilée plusieurs heures d'où $/\text{CO}_2/ = 0,1$
 $/\text{HCO}_3^-/$: non modifié à basse température - $/\text{O}_2/$: 100 %.

- couvercles de contact, non jointifs ; lumière diffuse ; agitation permanente en (A) et (B), nulle en (A.F.) faute d'agitateur.

- température : eurythermie hivernale, c'est-à-dire s'élevant (en final) progressivement de 5-7° en décembre à 15-16° en mai (eau de renouvellement à 12-13°).

- 10 Planaires de 6 mm par cristalliseur, dont 5 D. gonocephala âgées de 45 jours, nées en élevage, et 5 P. felina (sexuées) de la source du Lez ; à noter qu'en (A.F.) les P. felina quoique de même taille ne sont pas exactement identiques à celles de (A) et (B), pour avoir été récoltées deux mois plus tôt et avoir jeûné durant ce laps de temps.

Deux repas de gammares par semaine.

- b) DEROULEMENT de l'expérience : en 5 phases successives d'environ un mois chacune.

- 1) du 12 DEC. au 23 JANV. 1963 (42 jours)

- la température décroît de 9° à 7°.

On constate de façon répétée et certaine, pour l'activité-excitabilité d'une part, pour la croissance somatique d'autre part :

... que P. felina l'emporte sur D. gonocephala, inerte et de taille stationnaire (spécificité climatique).

... que les Planaires d'amont (A) et surtout (A.F.) l'emportent sur celles d'aval (B) (facteur G. C.) - en (B) : P. felina léthargiques, érodées ou divisées ; en (A.F.), leur taille est devenue rapidement énorme, mais est-ce dû au facteur Fer ou à l'origine particulière de ces Planaires (faussement "petites" après un jeûne) ? D. gonocephala cependant grossit elle aussi en (A.F.).

... que les Planaires enfin souffrent du manque d'oxygène (plafonnement, érosions du tégument) ; l'eau est alors renouvelée 3 fois par semaine au lieu de 2.

- Le 23 JANV. (J. 42 de l'élevage), premier prélèvement pour étude histologique*, de la Planaire la plus développée et la plus vivace de chaque espèce, dans chaque élevage.

- 2) ... du 23 JANV. au 24 FEV. (32 jours)

- La température oscille entre 7°5 et 4°5. Dépôt de fer à peu près nul en (A.F.) : il reste dissous.
- Quoique la croissance soit très lente, les disparités individuelles s'accusent dans chacun des élevages si l'on considère la taille dans son ensemble, ou les proportions longueur/largeur. Bilan particulièrement net pour P. felina le 7 FEV. : aspect plus trapu en (A) et (A.F.), grêle en (B) et taille moyenne dégressive depuis (A.F.), puis (A), jusqu'à (B) (même variation pour l'activité-excitabilité) ; appareil copulateur, testicules et O.M.G., développés, deviennent bien visibles en (A) et (A.F.), à peine et plus rarement visibles en (B).
- Le 24 FEV. (J. 74 de l'élevage) : second prélèvement de Planinaire pour étude histologique ; la supériorité somatique, sexuelle et fonctionnelle s'affirme toujours avec autant de netteté, pour P. felina surtout, et pour les eaux carboniques : taille moyenne de 9-8 et 7 mm pour les P. felina de A.F., A et B ; ... respectivement de 8-8 et 7 mm pour D. gonocephala, brévili-gnes en amont, longilignes en aval, etc...

* ANNEXE XIV : Différenciation dans le G. C. de la maturation génitale (E. 12.12.62).

- 3) ... du 24 FEV. au 25 MARS (29 jours)

- La température s'élève progressivement de 7 à 12°5. L'eau, toujours renouvelée 3 fois par semaine, est enrichie en (A) par du CO₂, dont le taux moyen s'élève alors à 1,1 mé.*
- La supériorité fonctionnelle et somatique des Planaires d'eaux carboniques se maintient ; en (A), vivacité remarquable et grande excitabilité à la lumière de P. felina.

Mais la croissance en (B) semble s'accélérer, notamment pour D. gonocephala, cependant que vers le 13 MARS (11°), deux P. felina en eau (A.F.) non agitée montrent des lésions céphaliques de type anoxique (tête "en moignon") ; retards aussi de cicatrisation tégumentaire observés en (A) et (A.F.).

- On remarque encore un gradient de décoloration AF-A-B pour P. felina : sa teinte s'éclaircit du marron foncé en eau ferreuse au beige clair en eau aérée ; rôle du Fer, assimilé par voie digestive ?
- Le 25 MARS (J. 103 de l'élevage) : 3ème prélèvement pour Histologie ; bilan somatique et sexuel toujours favorable aux 2 eaux d'amont, les Planaires de (A.F.) non agité sont cependant stationnaires et semblent avoir perdu leur supériorité vis-à-vis de (A).

- 4) ... du 25 MARS au 25 AVRIL (31 jours)

- Température en hausse de 12 à 14°. Le couvercle supprimé en (B) y permet une aération continue mais désavantage gravement (A) et (A.F.) du point de vue oxygène. Précipitation intense

* cf. 3.3.3.

du fer en (A.F.). Apport de 15 nouvelles microplanaires dans chaque cristallisoir : surpeuplement ?

- Dès le 10 AVRIL (13°), le tableau des 2 premiers mois s'est transformé de la façon la plus nette :

... la supériorité fonctionnelle persiste en amont, (A) et (A.F.).

... mais les symptômes d'hypoxie se multiplient aussi en (A) et (A.F.) (surtout dans le second, non agité) : plafonnement, plaies tégumentaires, lésions céphaliques de P. felina, aspect maladif...

... de plus, si les individus les plus gros à développement sexuel majeur s'observent bien encore en amont, la taille moyenne pour chacune des deux espèces et surtout D. gonocephala tend à devenir supérieure en aval du fait d'une croissance plus rapide (à noter cependant : les formations "sexuelles" sous-développées en (B) en comparaison de la taille ?).

- Le 25 AVRIL (J. 134 de l'élevage) : dernier prélèvement pour examen histologique.

- 5) ... du 25 AVRIL au 12 MAI (16 jours)

- La température s'élève jusqu'à 16°. Dépôt massif d'hydroxyde ferrique.

Depuis le 20 avril, l'eau de (A) est recarbonisée après ventilation, d'où une même oxygénation initiale qu'en (B) ; mais plutôt qu'améliorées par le supplément d'O₂, les Planaires de (A) semblent inhibées : TOXICITE^{*} ?

* cf. 3-3-3, et plus haut : 3) 24 FEV.

- Dans les deux élevages d'Amont, et surtout en (A), disparition de nombreuses petites Planaires, de celles implantées depuis peu ; d'autre part la taille moyenne continue de régresser relativement des gros individus, en (A.F.) surtout...

La balance biologique des premiers mois s'est inversée : taille, croissance, vitalité sont maintenant supérieures en aval, pour D. gonocephala notamment dont les dimensions ont doublé depuis le début de l'élevage (150ème jour).

A remarquer toutefois pour les P. felina des deux eaux carboniques, dont la taille stationnaire sinon en régression (A.F.) est dépassée par celle de leurs homologues d'aval, que leurs formations sexuelles (app. copulateur, O.M.G. ...) se voient mieux à l'examen macroscopique, semblent toujours plus développées qu'en eau aérée, comme si croissance somatique et développement génital s'étaient en aval dissociés, la première devançant le second.*

- c) CONCLUSIONS :

- 1) Nous passerons rapidement sur la vérification de deux catégories de résultats déjà acquis :

... concernant la température : accélération de la croissance (et des besoins en O_2) par la chaleur, et pour différentes espèces disparité de leurs goûts thermiques (thermophilie supérieure de D. gonocephala).

... concernant la physiologie dans le G. C. : plus grande excitabilité-activité en amont qu'en aval.

* discordance adipo-génitale évoquant le syndrome de Babinski-Fröhlich ? ...

- 2) ... Pour en venir à l'action biologique directe du G. C. : une orientation assez bien définie se précise, encore que non exempte d'incertitude.

... effets favorables des eaux carboniques sur la croissance et la maturation sexuelle : nets à froid, ils s'estompent puis s'inversent à température croissante ; mais l'hypoxie croissante elle aussi, et majeure en amont, doit répondre pour beaucoup sans aucun doute de cette évolution.*

... action positive du fer dissous, en particulier pour P. felina : résultat plus douteux encore, car si les effets observés sont manifestes, ils pourraient tout aussi bien tenir à l'origine différente des Planaires de (A.F.), adultes faussement "rajeunis" par le jeûne : quant à la taille.

- L'étude histologique,** effectuée mois après mois sur les "leaders" de chaque espèce prélevés dans chacun des élevages et axée sur l'appareil génital, illustre ces divers résultats macroscopiques : pour les basses températures, "supériorité génitale" évidente des Planaires dans les eaux carboniques, avec et sans fer (P. felina en Jan.-Fév., D. gonocephala en Mars). "L'amont favorise-t-il l'amour"... ?

Expérience 22.05.62

Principe : malgré ses imperfections trop visibles, cette expérimentation offre la particularité, et l'intérêt, d'avoir été réalisée dans les conditions naturelles : des couvercles de boîtes de Petri, contenant des lots identiques de Planaires et fermés par un diaphragme de

* Noter en particulier le cas de (A.F.), aggravé par l'immobilité de l'eau.

** ANNEXE XIV.

tissu nylon à maille fine^{*}, étaient placés tissu contre terre en des gîtes voisins d'une même rivière, très différents par la richesse en CO₂ mais autant que possible de même température.

Pratique : à la station IV de l'Hérault (chapitre 2-7-3, et figure 23), 2 boîtes de Petri contenant chacune 7 D. gonocephala de 14 mm sont le 22 mai abandonnées sous un volumineux galet, respectivement dans le ruisseau A (17° - /CO₂/ = 0,35) et à quelques mètres en aval du rapide B (17° - /CO₂/ = 0,08), par 15 cm de profondeur environ.

Après 15 jours, le 6 juin, température ambiante en forte hausse et niveau du cours d'eau en baisse ; les 2 "cages", et davantage celle du fleuve, sont sur le point d'être découvertes par son retrait. Nous retrouvons en A (18° - /CO₂/ = 0,35) les 7 D. gonocephala d'origine : en bonne santé, de taille accrue, et avec 3 cocons ; en (B) - 20° ; /CO₂/ = 0,10 - seulement 6 D. gonocephala, plus petites qu'en (A), d'aspect maladif, et sans aucun cocon.

Critique : défauts évidents : la cage (B) plus asséchée qu'en (A), le décalage thermique de (B) voisinant les températures limites de l'espèce, la présence encore en (B) de micro résurgences hypogées (l'assèchement "acidifié" !)... etc...

Conclusions : malgré le doute que ces défauts suscitent, il faut remarquer que l'assèchement relatif de (B) et sa "surchauffe" ne datent que des tout derniers jours, qui ont peut-être pu par conséquent occire la Planaire manquante mais non réduire la taille de ses congénères de telle façon, et moins encore faire disparaître des cocons déjà pondus..

* bas féminin.

La présomption nous semble donc rester forte d'un bénéfice biologique relatif attaché aux eaux carboniques du ruisseaulet (A).

*

Expérience 14.12.62

- a) DISPOSITIF d'élevage - deux cristallisoirs de 8 l. disposés comme sur la fig. 11 (débit continu de 30 à 50 l/24 h.) ; couvercles de contact, demi-obscurité ; agitation magnétique du seul cristallisoir d'amont (A) ; en aval (B), une micropompe fonctionnant à grand débit en permanence élimine CO_2 , sature en O_2 , et maintient l'eau en état de turbulence ; turbulence moindre qu'en (A) mais conjuguée à une richesse en O_2 supérieure (100 % sat. contre environ 70 % en A), ce qui nous fait considérer l'oxygénation comme équivalente dans les deux cristallisoirs.

- alimentation en eau par canalisation provenant de la source du Lez (distribution urbaine) ; décantation, léger réchauffement et petite aération préalable au bac (A) - Alcalinité $[\text{HCO}_3^-]$ environ 5,6 mé ; $[\text{CO}_2]$ environ 0,8 en (A) et 0,2 en (B) - Température de l'élevage assez variable selon le débit et la température extérieure capricieuse : 15° en moyenne (13 à 17°) pour la période considérée, de décembre à mars, chiffre parfaitement adéquat pour l'espèce D. gonocephala.

- 6 Planaires de cette espèce en effet occupent chacun des cristallisoirs : de 15 mm, originaires du Verdus, alimentées 2 fois par semaine (gammars).

- Deux problèmes préoccupants enfin pour l'expérimentateur, parce que susceptibles de porter préjudice aux Planaires :

- 1) la chloration, pratiquée au captage, à quelques 15 km, par le Service Municipal compétent : le spécialiste nous affirme indosables les teneurs en chlore dans la conduite d'eau moins de 100 m après cette opération (?).

- 2) les arrêts du débit surtout, prolongés parfois 48 h., ils se produiront à plusieurs reprises en cours d'élevage, imputables tantôt à "l'embolie gazeuse", tantôt à la "thrombose colloïdale" (argile et fer floculés), tous phénomènes d'obstruction des canalisations liés au réchauffement^{*}. Leur conséquence : une sous-oxygénation grave en (A), tandis que (B) est saturé.

- b) DEROULEMENT de l'expérience - en 3 phases, dont celle médiane nous est essentielle.

- 1) ... du 14 DEC. au 24 JANV., (41 jours).

Mise en eau et "rodage" de l'élevage, croissance des Planaires : leur taille dépasse 20 mm, sans différence appréciable entre (A) et (B). Différences habituelles par contre d'activité et de comportement : excitabilité, vivacité, voracité en Amont ; inertie, inexcitabilité en aval...

- 2) ... du 24 JANV. au 28 MARS, (63 jours): Ponte de D. gonocephala.

Elle débute en (B) le 24 janvier, en (A) le 4 février.

- Vers la mi-mars, les Planaires particulièrement inertes en (B) y présentent des convulsions et quelques lésions céphaliques (?); l'hyperventilation étant cause d'alcalose très prononcée - pH = 8,2 alors qu'il excède très rarement 8,00 même en été dans la

* p. 163 et suiv... in 2.2.2-3.

partie "incrustante" du Lez (fig. 14) - nous ralentissons cette ventilation, ce qui semble améliorer (?) l'état des Planaires d'aval (le doute portant non sur l'amélioration, certaine, mais sur sa cause).

- 3) ... au-delà du 28 MARS, la température s'élève au-dessus de 18° ; l'agitateur, détérioré, chauffe l'amont de 1 ou 2 degrés de plus qu'en aval - Arrêt définitif bilatéral de la ponte - Incidents techniques répétés (panne d'agitation, de débit, etc...) et lésions tégumentaires des D. gonocephala, dont l'observation est abandonnée.

- Une cessation volontaire de la ventilation en aval, pendant 5 jours, nous donnera cependant l'occasion d'y observer une reprise évidente, et contemporaine, de l'excitabilité-activité spontanée (stimulation par la lumière).

- Des D. lugubris, âgées de 1 mois (nées en élevage), sont alors ajoutées, au nombre de 9 par cristalliseur ; on vérifiera par la suite pour cette espèce, entre 20° et 25° ; ...

... une excitabilité-activité-voracité, ainsi qu'un plafonnement supérieurs en amont de façon habituelle (plafonnement nul en aval).

... une mortalité supérieure, et un retard dans le développement statural en aval - Paradoxe : la ponte sera par contre trouvée sensiblement équivalente de part et d'autre.

- c) RESULTATS concernant la PONTE de D. gonocephala, et l'ECLOSION.

- En amont : 12 cocons pondus en 46 jours ; l'éclosion (à partir du 15 mars) sera observée pour plus de la moitié d'entre eux : nombreuses microplanaires.

Rapportée à 100 Planaires, la fréquence de la ponte (Nb cocons/jour) est de 4,3 pour l'ensemble, avec les résultats partiels suivants à partir du 3ème cocon : 8,3 - 5,5 - 5,3 - 5,2 - 3,5 etc...

- En aval : 8 cocons en 66 jours ; une ou deux éclosions seulement se produiront : rares microplanaires.

Rythme quotidien de ponte (pour 100 Planaires) : 2,0 pour le total, ou, à partir du 3ème cocon : 1,8 - 1,6 - 1,7 - 1,8 - 2,0 ... etc...

*

BILAN et CONCLUSIONS générales

... concernant les effets directs du G. C. sur le DEVELOPPEMENT des Planaires.

Nous voici au total devant 5 expériences dont il convient maintenant d'extraire la "substantifique moëlle" :

I - Dans toutes, un GRADIENT CARBONIQUE, mais aussi la plus grande DIVERSITÉ dans les conditions d'élevage et dans les Planaires élevées.

... diversité de l'habitat : de la température, du courant, de l'éclairement, de l'oxygène dissous (eau de source ventilée ou non, confinée à renouvellement périodique ou à débit continu, etc...) du gradient carbonique lui-même (enrichi en fer ou non, avec aval ventilé ou chaulé...), de l'eau d'origine (sources Rigal, Buis, Lez, cours de l'Hérault...), etc...

... diversité de l'habitant, et des phénomènes biologiques observés : espèces et âges différents ; ponte, éclosion des cocons, croissance somatique, maturation sexuelle... ; résultats quantitatifs : statistiques, et qualitatifs : aspects macroscopiques et microscopiques...

II - Dans toutes ces expériences aussi, quelque VICE permanent ou accidentel dans le dispositif expérimental, de constitution ou de fonctionnement : défaut de courant, sub-assèchement, mais avant tout carence en oxygène, toujours plus accusée en amont, et en particulier aux températures élevées (arrêts du débit, retards pour renouveler l'eau...) ... Bref, toutes ignorent le "creuset du fondeur" et renferment quelque "scorie", prêtant ainsi le flanc à la critique.

III - Ces éléments fondent le CREDIT LIMITÉ¹ que l'on est en droit d'accorder à nos résultats : sans doute la permanence d'une orientation semblable dans les circonstances et pour les effets les plus divers prêche-t-elle en faveur d'une influence du G. C. sur la "vitalité" des Planaires, sans doute encore la constatation d'effets positifs dans les eaux les moins oxygénées (l'amont) laissera-t-elle pour le moins perplexe si elle ne parvient pas à convaincre...

... Mais la "paille" inhérente à l'ensemble de notre "acier" expérimental suffit-elle à justifier les contradictions observées dans les résultats, n'en aurions-nous point tiré prétexte pour ne présenter au lecteur que nos propres "supporters" ? Incertitude lourde, et nos conclusions moins fermes ici que les précédentes, relatives à l'action du G. C. sur la physiologie et la mortalité.

Certes la contre-épreuve paraît simple - en théorie, mais pour nous impraticable - qui aurait pu balayer tous les doutes : réaliser un élevage couplé, alimenté par un débit continu et abondant d'eau de source naturelle, avec agitation permanente et température contrôlée... En l'occurrence, la fiction dépassait ici la réalité de nos moyens.

IV - Quant à l'ORIENTATION définie par ces 5 expériences, laissons la se dégager, au risque de nous répéter, d'un rappel succinct des résultats observés :

- 1) 12.09.62 - 20.03.63 - 22.05.63 -

Trois incubations de cocons récoltés dans la nature, et placés dans des G. C. d'eaux confinées à 11° ou 18°, périodiquement renouvelées (décarbonisation préalable en aval par ventilation) ;
- L'incubation est plus courte en amont, et le pourcentage d'éclosion supérieur.
(Vices du dispositif : le défaut d'agitation, une oxygénation inégale laissant à désirer).

- 2) 10.09.63 -

- Deux espèces, en bas âge, élevées dans un G. C. confiné, agité, à renouvellement périodique (aval décarbonisé par la chaux) - La température régresse de 18° à 7° -
- On observe un développement mal différencié à chaud, mais nettement favorisé à froid en amont.

(Vices du dispositif : les sous-concentrations en O₂ graves, davantage à chaud et en amont).

- 3) 12.12.62 -

- Les deux mêmes Planaires dans un G. C. à renouvellement périodique, mais confinement en amont, aération permanente en aval, agitation sauf pour l'eau ferreuse, et des Températures maintenant progressives, de 6° à 16°.

- Une croissance somatique et une maturation sexuelle favorisées à froid en amont, pour P. felina surtout (rôle positif du Fer ?) ; cette différenciation s'inverse à chaud à l'avantage de l'aval.

(Vice du dispositif : l'oxygénation toujours, déficiente en amont et surtout à chaud).

- 4) 22.05.62 -

- Deux nasses placées dans un G. C. naturel : la station IV de l'Hérault, à température 16-18°.

- Développement, survie et ponte de D. gonocephala : supérieurs en amont.

(Vices du dispositif : sub-assèchement terminal en aval, et une température supérieure de 1 à 2°).

- 5) 14.12.62 -

- Un "débit continu" avec aval ventilé en permanence, et des D. gonocephala adultes soumises à des températures lentement progressives, de 15 à 18°.

- Une fécondité supérieure en amont : plus de cocons pondus, plus vite, plus d'éclosions.

(Vices du dispositif : population et durée insuffisantes, température en hausse et incients de débit responsables d'hypoxie en A).

BREF, du cocon au cocon le cycle se referme, l'AMONT du G. C.

... s'est révélé plus favorable que l'aval à tous les stades du développement : éclosion, croissance somatique, maturation génitale, fécondité...

... mais cet effet, manifeste à froid, s'atténue ou disparaît à chaud, sans que l'on puisse dire avec exactitude la part de vérité que recèle cette variation et la part d'artéfact, lié aux conditions expérimentales (hypoxie d'un milieu confiné, qui s'aggrave toujours plus en amont, et à température croissante).

V - A peine nous semble-t-il nécessaire tant elles sont évidentes d'explicitier ici les applications possibles à l'écologie de telles conclusions expérimentales : celles-ci ne font que reprendre après tout, sur un mode positif, les conclusions déjà déduites de l'étude de la mortalité dans le G. C. : "en Amont où je meurs MOINS, je vis MIEUX, et l'hiver me fait apprécier doublement cet avantage". Nous n'en dirons pas davantage, et "passons la main" au lecteur.

*

III - TOXICITE DU CO₂ LIBRE

Une digression qui cependant n'en est pas une à proprement parler nous semble nécessaire maintenant, avant d'en terminer avec cette étude de l'influence biologique directe du G. C. Nous avons jusqu'ici montré le CO₂ sous un jour des plus favorables : fascinant pour les Planaires, stimulant pour leur activité et leur métabolisme, bien-faisant encore dans les moments difficiles, et les autres. En réalité,

nous n'avons pas disjoint ce faisant, à de rares exceptions près, l'action du CO_2 libre de celle des autres substances qui lui sont associées dans les conditions naturelles ; nos conclusions valent donc pour les eaux d'amont considérées comme un tout, et seul un abus de langage a pu parfois nous faire parler d'influence du CO_2 , fut-il la variable déterminante par excellence de ces eaux d'amont.

Cette réserve s'impose d'autant plus que quelques tentatives effectuées pour isoler en expérience l'action propre du CO_2 libre se sont soldées par des résultats en discordance profonde avec les précédents : des eaux d'aval artificiellement recarbonisées ont fait montre de leurs effets néfastes sur l'activité et la croissance, voire la vie même des Planaires ; effets paradoxaux qui méritaient donc que l'on s'y attarde, pour être d'interprétation délicate, encore que non tellement surprenants à la vérité. L'accumulation en effet de CO_2 respiratoire dans une atmosphère confinée n'est-elle pas d'ordinaire dénoncée par les auteurs comme rapidement toxique, après avoir été stimulante à faible dose (Yandel-Handerson)^{*} ? Et l'on a pu décrire pour une eau émergente trop riche en CO_2 des phénomènes de toxicité vis-à-vis d'alevins^{**}, manifestations qui se seraient amendées par une simple ventilation décarbonisante, etc...

*

* emploi du "rebreathing" et du carbogène dans l'anesthésie chirurgicale et la réanimation - Maissonnet (p. 228) - Hamburger...

** Sourie (1962).

- A) Les FAITS :

Expérience 25.10.63^{*}

Rappelons ici les 4 essais (sur 19) de cette expérience consacrée à l'étude du métabolisme dans le G. C., où l'amont (A +) était figuré par une eau de source ventilée plusieurs heures, après quoi recarbonisée aux environs de son taux primitif par du CO₂ préparé selon un procédé chimique. L'oxygénation initiale se trouvait de la sorte à peu près égalisée en (A +) et (B), l'agitation étant semblable - Or, de façon systématique, l'amont manifesta alors une morbidité-mortalité importante et sans précédent pour l'espèce P. felina (fig. 27-b).

- Essai 15 (de 2 jours à 13°) teneurs finales en CO₂
 $\frac{A+}{B} = \frac{0,79}{0,18}$. Les 10 Planaires de B sont retrouvées en bonne santé, tandis que (A+) pour 2 en tel état apparent, en montre 3 léthargiques, 3 autres mortes et 2 désagrégées.

- Essai 16 (2 jours $\frac{1}{2}$ à 11°8) CO₂ final $\frac{A+}{B} = \frac{0,61}{0,18}$
- 8 Planaires assez vivaces en (A+) mais 2 désagrégées, contre 10 en parfaite santé apparente pour (B).

- Essai 17 (2 jours $\frac{1}{2}$ à 10°2) apport de bicarbonate ferreux en (A+).
- en (A+) terminal : 0,58 de CO₂, et 8 P. felina subnormales d'aspect "chiffonné" dont 5 à 6 plafonnent, une divisée, la dernière dilacérée.
- en (B) : 0,18 de CO₂ ; toutes Planaires en bonne santé, sans plafonnement.

* déjà exposée en détail : 3-2-3 et fig. 27-b.

- Essai 18 (2 jours à 10°5) fer en (A+) comme pour (17).
- mêmes valeurs de CO_2 final : 0,59 et 0,16 - Plafonnement : 50 %
en amont, nul en aval - 1 Planaire morte, 2 mourantes, 5 malades
"chiffonnées" en amont, contre 1 seule morte en aval et le reste en
excellent état.

Les combustions en (A+) furent dans ces 4 essais plutôt
supérieures à la moyenne, de 3 à 8 fois plus intenses qu'en (B) :
conséquence des phénomènes microbiens sur le cadavre ou cause (par
anoxie) de ces cadavres ? La question reste posée pour l'instant. Un
fait domine avant tout ici qui nous intéresse : la morbidité-mortalité
de P. felina en amont, élevée soudain et singulière par rapport à
l'aval, et par rapport aux 15 autres essais.

*

Expérience 21.03.63

- 12 D. gonocephala de 15 mm, réparties entre 4 bocaux de 1 l., non
agités, à fermeture hermétique (poche d'air d'environ 8 ml :

- (A) "eau-mère" : de la source Rigal, avec son CO_2 naturel,
et non saturée en O_2 .
- (B) la même ventilée, donc décarbonisée et saturée en O_2 .
- (B') eau de source laissée sans couvercle en contact avec
l'air, évoluant par conséquent en quelques 24 h. du
type (A) initial vers le type (B) final.
- (A+) eau recarbonisée après ventilation préalable (comme
pour B) par du CO_2 industriel, jusqu'aux environs de
son taux primitif ; saturation en O_2 .

- Abandonnés à eux-mêmes pendant 6 jours sans renouvellement de l'eau, à une température voisine de 16°, ils montreront à l'issue le tableau suivant : bonne santé des Planaires de (B) ventilé, et assez bonne en (B') aéré ; elles sont mourantes en (A) source sous oxygénée, mais désagrégées depuis plusieurs jours en (A+) ventilée recarbonisée, malgré la saturation en oxygène voisine ici de celle de (B).

21.03.63	B ventilé		B' aéré		A source		A+ recarbonisé	
HYDROCHIMIE	CO ₂	O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂	O ₂
... initiale (J1) =	0,20	100%	0,62	70%	0,62	70%	0,47	100%
... terminale (J6) =	0,33		0,33		0,74		0,84	
d/CO ₂ /	+0,13				+0,14		+0,37	
BIOLOGIE terminale	T.B.S.		A.B.S.		mourantes		désagrégées	

Toxicité de la recarbonisation, ou surconsommation d'oxygène cause d'anoxie ? L'enrichissement considérable en CO₂ observé en (A+) permet cette seconde hypothèse, mais est-ce bien là encore la cause ou l'effet des cadavres ?

*

Expérience 01.04.63

- 4 bocaux de 1 l., hermétiquement clos (avec une poche d'air), au frigidaire (7-9°), obscurité, aucune agitation. Dans chacun : 7 P. felina de 3 mm et 7 D. gonocephala de 2 mm ; repas de gammarès et eau changée trois fois par semaine.

L'élevage se déroule en 3 phases successives :

- 1) la première de 21 jours :

- eau de la source Rigal, carbonique (0,6-0,7 mé), pauvre en colloïdes argileux et enrichie en fer (AF) ou non (A) ; les mêmes décarbonisées par ventilation (0,1-0,2 mé) en (B) et (BF).

- Après 3 semaines, D. gonocephala, de taille stationnaire et peu vivace à 8°, reste bien excitable cependant par l'eau de renouvellement, agitée, à 13° ; P. felina pour sa part, plus vivace et excitable, a augmenté de taille : davantage en eau carbonique (A-AF) qu'en eau ventilée (B-BF) - Bref, action biologique de la température : différenciée selon l'espèce, et du G. C. : plus favorable en amont.

- 2) seconde phase de 15 jours :

- les deux eaux d'amont sont maintenant préparées d'autre façon : ventilation (100 % d'O₂) puis recarbonisation par du CO₂ industriel, légèrement au-dessus du taux primitif (0,8-1 mé).

- Au 7ème jour : Planaires d'aval (B-BF) sans changements : taille stationnaire pour D. gonocephala, tandis que P. felina continue de grossir lentement. Par contre aspect fortement maladif, léthargique, "intoxiqué" en amont (A+ - A⁺F) ; D. gonocephala la plus affectée montre plusieurs divisions.

- Au 15ème jour : sur les 7 Planaires initiales de chaque espèce ne subsistent plus en (A⁺ - A⁺F) que 6 P. felina et seulement 2 D. gonocephala (dont 1 divisée en A+) : aspect inerte, "enroulé en hélice" ; le reste, mort et dilacéré, a disparu.

Effet toxique donc de la recarbonisation, et maximum pour l'espèce D. gonocephala : peut-être fragilisée ici par la température "limite". En toute hypothèse, ce parallélisme entre les manifestations

morbides et le degré d'hibernation semble en contradiction avec un mécanisme purement hypoxique, lequel tout au contraire réclamerait des manifestations majeures à température élevée : quand le métabolisme est au plus haut.

- 3) troisième phase de 6 jours :

- retour pour (A et AF) aux premiers errements : des eaux naturelles de source reprennent la place des eaux recarbonisées.
- Après 6 jours cependant, les Planaires d'amont demeurent toujours inertes, "chiffonnées", lovées en hélice ; par ailleurs, la taille des P. felina (2-3 x 1 mm) s'y révèle bien inférieure à celle observée en aval (B-BF), où elle a presque doublé (5 x 2 mm). Bref : effet "toxique" non pas seulement fonctionnel mais organique, et semble-t-il irréversible.

*

Expérience 01.06.63

- Elevages de 10 P. felina par bocal de 1 l. à fermeture hermétique, en eurythermie froide : eau de renouvellement trihebdomadaire à 15-17°, mais le maintien au frigidaire donne très vite des températures finales de 6-8° - Trois fois par semaine, repas de gammarès.
- En (A) : eau de la source du Buis, riche en colloïdes, avec environ 1 mé CO₂.
- En (AB) : décarbonisation incomplète par ventilation : 0,4 de CO₂, et plus d'O₂.
- En (A+) : recarbonisation à son taux primitif de l'eau demi-ventilée AB, par du CO₂ de préparation chimique.

- Extraits du journal d'expérimentation :

... le 12 juin. (J. 11 de l'élevage)

Planaires assez vivaces en (A) et (AB), mais assez inertes en (A+).

... le 17 juin. (7⁹⁵)

Vitalité et taille comparable en (A) et (AB). Les Planaires d'eau recarbonisée (A+) apparaissent nettement plus lentes, comme inhibées, et de taille moindre.

... le 24 juin (9⁹⁵)

/CO₂/ finale : 0,9 en (A) et (A+) ; 0,3 en (AB).

taille comparable et bonne santé pour (A) et (AB) - Planaires petites, grêles, léthargiques en (A+).

... le 1er juillet (J. 30 de l'élevage)

Après 4 jours sans changement d'eau : Planaires peut-être un peu plus grosses en (AB), qu'en (A) moins riche en O₂ (?) ; celles de (A+) ont une taille moitié moindre.

... le 4 juillet (9⁹⁵ - eau non changée depuis le 1er)

/CO₂/ : 1,2 en (A) - 1,25 en (A+) - 0,6 en (AB).

taille : 10 mm en (A) : actives et bon aspect ; légèrement supérieures en (AB) ? ; très inférieures : 4-6 mm en (A+) recarbonisé, où 3 sont mortes (sur 10).

.. Le 15 juillet (J. 45 de l'élevage)

vivacité, bonne santé, aucun mort, taille doublée depuis le début en (A) et (AB) ; taille à peine supérieure en (AB) ?

50 % de morts, taille moitié moindre à peine accrue en 45 jours pour (A+) recarbonisé, un aspect longiligne, inhibé, inexcitable, maladif (enroulement)...

- BREF : surajouté à une eau de source demi-ventilée pour lui redonner son taux carbonique d'origine, le CO₂ libre exerce une influence

toxique, tant sur la physiologie (activité, excitabilité) que la biologie (croissance, mortalité).

*

Expérience 12.12.62 (Rappel : 3-3-2)

- Deux cristallisoirs couplés de 8 l. avec chacun 5 D. gonocephala et 5 P. felina : agitation, sténothermie froide inférieure à 10°, repas et changement d'eau 3 fois par semaine - En (A) l'eau de la source Rigal, sous couvercle ; en (B) la même ventilée une nuit, sans couvercle. /CO₂/ final : 0,7 et 0,1 environ.
- Période du 18 février au 13 mars 1963 : après plus de 60 J. d'élevage à 6-10°, les P. felina d'amont ont une taille supérieure à celles de (B) d'environ 50 %, et une vivacité bien plus grande - Même contraste, quoique moins accusé, pour les D. gonocephala inhibées par le froid.

L'eau de source (A) est alors enrichie en CO₂ "industriel" sans ventilation préalable, et son taux porté de 0,65 à 1,2-1,4 mé, donc approximativement doublé.

... le 27 février (9 jours plus tard ; 7°)

D. gonocephala bien vivace en (A) : tentative de cannibalisme sur une congénère...

... le 2 mars (8°)

vivacité +++ de (A) par rapport à (B) : activité spontanée et excitabilité.

... le 9 mars (10°)

Activité en (A), inertie en (B)...

... le 15 mars (11^e), au 24^{ème} jour,
bilan sans changement, toujours très favorable à l'élevage (A) :
activité et croissance - L'adjonction artificielle de CO₂ est supprimée...

- CONCLUSIONS : la SURcarbonisation d'une eau de source (enrichissement en CO₂ sans ventilation préalable) pendant plus de 3 semaines n'a été suivie d'aucune manifestation toxique ; un bilan antérieur favorable aux Planaires d'amont (activité, croissance) se maintient tel, et peut-être s'améliore ? *

*

Expérience 24.08.62

- 4 bocaux hermétiques de 1 l. avec chacun 8 D. subtentaculata ;
nourriture : gammarès -

Eau à 24° ± 1, agitée et changée tous les 1-2 jours ; "en amont" (A₁⁺ et A₂⁺), faible recarbonisation par du CO₂ "industriel" (0,3 mé environ) après ventilation ; "en aval" (B₁ et B₂) mêmes eaux ventilées : /CO₂/ 0,1 ; oxygénation par conséquent identique à l'origine. - les eaux (1) proviennent de la fontaine Rigal (St G.) et les eaux (2) de l'aval de l'Hérault).

- DEROULEMENT de l'expérience (extraits du journal), en 2 phases :

- 1) A CHAUD (24°)

... le 25 août (J. 2 de l'élevage)

tendance à plafonner en (A) ; meilleurs aspect et vivacité en (B).

... le 27 août :

plus grosses et plus vives (5 actives sur 8) en (B) ; inertie en (A).

* cf. également les eaux aérées carboniques (C) favorables dans l'élevage 12.09.62 (fig. 28 - 3-3-1).

... le 31 août :

plus grosses en (B_1) qu'en (A_1), plus actives en (B_2) qu'en (A_2) etc...

BREF : le tableau déjà décrit d'une "intoxication" en amont, avec inhibition de l'activité et de la croissance ; le très faible apport de CO_2 (0,2 mé) justifierait l'absence de morts.

Cependant, 6 mesures effectuées durant cette période de l'augmentation de $/CO_2/$ (avant renouvellement de l'eau) montrent des combustions respiratoires 2 à 3 fois plus intenses en amont recarbonisé (plafonnement) qu'en aval ; l'absence de morts en (A) exclut ici toute cause d'enrichissement en CO_2 autre que le métabolisme des Planaires (cf. la première des expériences citées : 25.10.63).

- 2) A FROID (9°)

... le 6 septembre, au 13ème jour de l'élevage, 2 h. après repas et changement d'eau, les 4 bocaux sont portés au frigidaire où l'eau dorénavant ne sera plus ni changée, ni agitée.

... le 11 septembre, 5 jours plus tard, température 8-9° toutes Planaires sont mortes en (B_1 - B_2), mais en (A_1 - A_2) : 62 % survivent, quoique malades, amaigries et plus ou moins déchiquetées ... "effet protecteur" de l'amont.

- CONCLUSIONS : des résultats apparemment contradictoires :

- une eau ventilée puis faiblement recarbonisée (0,3), qui sans provoquer aucune mort n'est pas sans inhiber cependant l'activité et la croissance : donc, TOXICITE atténuée...

- mais de façon paradoxale, la même eau exerce aussi certains des effets positifs reconnus à l'amont du G. C. : stimulation du métabolisme relativement à l'aval, et protection dans l'adversité (froid limitant, hypoxie) : BENEFICE...

Ainsi une très faible recarbonisation semble par ses effets sur les Planaires se situer à mi-distance de la perniciosité d'un enrichissement artificiel en CO_2 , et de l'influence favorable d'une eau carbonique naturelle d'amont. Que la toxicité manifestée soit ici bien réelle ou seulement feinte (hypoxie à chaud par surconsommation)*, tout se passe comme si avant d'atteindre aux effets pernicioeux le CO_2 "artificiel" participait du CO_2 "naturel" doué d'un pouvoir bénéfique, n'en différerait point en substance mais peut-être par la vigueur.

De là deux notions nouvelles : celle de DOSE, suivant laquelle l'influence du CO_2 pourrait s'avérer des meilleures ou des pires, celle encore d'INEQUIVALENCE au regard de la biologie d'une même dose de CO_2 libre, selon que son origine est artificielle ou naturelle.

*

BILAN expérimental

Nous l'établirons comme suit pour ces six expériences, les ayant vu exprimer à la fois...

- 1) d'une part, une TOXICITE certaine à l'égard des Planaires, des eaux naturelles RECARBONISEES artificiellement à des taux voisins de ceux des sources, après une ventilation préalable.

* cf. in fig. 18, l'influence à chaud sur la mortalité d'une eau de source naturelle.

... toxicité : que le CO_2 soit de fabrication industrielle ou chimique, quelles que soient encore l'origine de l'eau : fleuve ou source, et la température : chaude ou froide (pour la Planaire considérée) etc...

... toxicité, pour trois espèces différentes de Planaires et à des âges différents, avec des manifestations tant physiologiques (intéressant l'excitabilité, l'activité et la statique...) que biologiques (incidence sur le développement, sur la mortalité...) ; la non-réversibilité au statu quo ante (non restitutio ad integrum) par une suppression du facteur causal semble en particulier témoigner de la gravité, de l'organicité du dommage subi.

- 2) mais d'autre part aussi des CONTRADICTIONS flagrantes, qui ne laissent pas de rendre les phénomènes difficiles à interpréter : en effet la présence du CO_2 libre se révèle tantôt favorable aux Planaires, tantôt l'inverse...

... suivant l'origine de la carbonisation : bénéfique avec près de 2 mé/l de CO_2 , pour une eau de source enrichie dans le sol (source du peuplier, collatérale du Lez : fig. 17 et 2-7-1) mais toxicité pour moins de 0,5 mé/l, s'il s'agit d'une eau recarbonisée au laboratoire après ventilation (21.03.63, 24.08.62).

... suivant l'état de l'eau réceptrice de CO_2 : toxicité de 0,2 mé rajoutés à une eau ventilée (24.08.62), mais bienfait de 0,6 mé venant enrichir encore une eau de source carbonique (12.12.62), bienfait aussi lorsque cette eau de source est brassée 1 à 2 h. sans changement notable de $/\text{CO}_2/$ en présence d'air carbonique (12.09.62, fig. 28).

... enfin suivant la concentration obtenue et suivant l'effet observé :

action létale rapide de 0,8-1 mé (25.10.63, 01.04.63) mais non de

0,3 mé (24.08.62), qui malgré qu'inhibants pour l'activité et la croissance stimulent le métabolisme et favorisent la survie à froid, à l'instar du CO₂ naturel.

*

- B) DISCUSSION et INTERPRETATION.

Toxicité ou non du CO₂ libre dissous dans les eaux naturelles ? Le problème ne se pose point d'emblée en termes simples : ce gaz exercerait sur les Planaires une influence contraire suivant sa concentration - rien que de très concevable en cela - contraire aussi suivant le phénomène vital observé - ce qui déjà le paraît moins - mais encore contraire pour un même enrichissement, selon que ce dernier s'est réalisé dans l'intimité d'un sol biologique ou au laboratoire et, pour cette dernière circonstance, qu'il s'adjoit ou supplée à une carbonisation naturelle.*

*

Il nous fut aisé dès le départ d'écarter un certain nombre d'hypothèses, simplistes autant que légères, visant à rendre raison des phénomènes toxiques décrits pour les eaux recarbonisées.

Ainsi celle d'une erreur de dosage : l'annexe II a apporté la preuve de la fidélité de notre méthode, en la comparant à d'autres basées sur des principes différents : méthodes volumétrique de Van Slyke, ou graphique de J. Dye. D'ailleurs, vérification plus simple encore, les teneurs dosées dans les eaux recarbonisées correspondaient

* cf. in LABORIT (Agressologie 1966, VII, 4, pp. 429...) et WOODBURY and Coll. (Anesthesiology 1958, Amer. J. Physiol, 192 : 79) l'ambiguïté de l'action du CO₂ sur des organismes supérieurs : suivant la dose, suivant l'organe ou le tissu, suivant la présence ou non d'autres substances...

à 15 ou 20 % près* (par défaut) aux quantités de CO_2 mises en contact avec l'eau pour y être dissoutes.**

Ainsi encore l'éventualité d'une hypothétique substance X toxique contaminant notre CO_2 : les symptômes identiques l'excluaient suscités par des CO_2 de différentes origines : distillation fractionnée de l'air liquide ("industriel") ou attaque du bicarbonate de sodium par l'acide tartrique ("chimique"), aussi bien d'ailleurs que l'absence de phénomènes toxiques s'il s'agissait d'une eau de source surcarbonisée.

Restait la possibilité d'une "pseudo-toxicité", en réalité anoxie gravissime, liée en un élevage confiné à une consommation galo-pante d' O_2 sous l'effet du CO_2 . L'existence irréfutable d'un tel processus (25.10.65, 21.03.63, et surtout 24.08.62 : sans cadavres) ne signifiait pas pour autant qu'il soit seul en cause ni même déterminant, puisqu'aussi bien la toxicité s'est manifestée lors d'expériences à basse température et de façon exclusive dans l'eau recarbonisée plus oxygénée que l'eau de source (01.06.63), ou encore davantage pour l'espèce la plus inhibée par le froid (01.04.63).

Force était donc de croire par conséquent à la présence dans une eau recarbonisée du seul CO_2 , aux taux indiqués par le dosage, et à sa toxicité authentique.

* sur la base approximative de 12 ml de CO_2 (pression et température du laboratoire) pour 1 mé.

** un certain volume d'air et CO_2 résiduel susjacents rendant impossible une dissolution totale.

Quant à la non-toxicité d'une eau carbonique naturelle, peut-être fallait-il alors l'imputer à un certain état physico-chimique du "CO₂ libre", différent de la simple dissolution physique réalisée au laboratoire ?

*

C'est Hirtz et Pioger qui, dans l'exposé de leur méthode acidimétrique de dosage du CO₂, nous mirent sur la voie d'une telle hypothèse sur l'état du CO₂ naturel, par une remarque relative au devenir du fer dissous. Ce fer, passé en solution dans les eaux hypogées à l'état de bicarbonate ferreux, a été déplacé par le CO₂ dans le sol, réducteur. Lors de l'acidimétrie ou plutôt préalablement à elle, l'apport de soude en excès^{*} - base forte - déplace à son tour de son sel l'hydroxyde métallique - base faible - de telle sorte qu'en définitive le CO₂ du bicarbonate ferreux passé à l'état de bicarbonate de sodium se trouve comptabilisé au même titre que le CO₂ libre. Erreur minime à coup sûr tant le fer est présent à faible dose ; mais le même processus ne vaudrait-il pas pour d'autres substances que le fer, associées comme lui au CO₂ et unies par des liens assez lâches pour se dénouer à la première épreuve ? Si tant est que l'on puisse appeler épreuve le départ naturel du CO₂ dans le G. C. d'une rivière, départ suffisant pour disjoindre le bicarbonate ferreux.

Par ailleurs, ce discernement qui fait défaut en l'occurrence à l'analyse chimique entre un gaz "volage" autant que diffusible dans l'immédiat et un ion HCO₃⁻ "enchaîné" et non diffusible, peut-on

* Annexe I.

croire qu'il manque aussi à l'hydrobionte ? Nous avons évoqué déjà^{*} l'existence de 2 types d'algues, capables ou non selon qu'elles possèdent ou non une anhydrase carbonique de consommer le CO_2 des bicarbonates ; chez l'animal, le physiologiste sait bien les différences notables qui dans leurs dynamiques internes opposent CO_2 et HCO_3^- : avons-nous jamais exhalé par nos voies aériennes notre "réserve alcaline" ?

En définitive, il ne s'agit peut-être ici que d'un problème d'analyse, de notre incapacité à distinguer par le dosage ce qu'aucun être vivant ne saurait confondre. Autant nous pouvons être assuré en effet que le CO_2 titré dans une eau recarbonisée au laboratoire est bien dissous et véritablement "libre", autant nous n'oserions pas l'affirmer dans le cas d'une eau de source naturelle.

La propension du CO_2 à diffuser elle-même, témoignant de son aptitude à se libérer, ne constitue pas en soi une preuve d'entière liberté. Pour prendre le CO_2 du sang humain par exemple, n'est-il point diffusible rapidement, à l'exception de sa seule partie salifiée, que ce soit lors d'une mesure de pH sur du sang ponctionné (nécessité d'huile de paraffine) ou plus simplement encore au niveau des alvéoles pulmonaires ? Or nul n'ignore cependant qu'entre les 5 % du total physiquement dissous dans le plasma et authentiquement "libres", et le CO_2 bicarbonaté, s'interpose une tierce fraction - non des moindres en qualité et responsabilités dans l'économie de l'être vivant - liée aux protéines dont en particulier l'hémoglobine : CO_2 carbaminé ; "liaison" physique et passagère, aucunement "mariage", qui ne saurait faire obstacle aux échanges hémocellulaires non plus qu'alvéolaires, mais dont on peut cependant présumer une modification certaine des propriétés biochimiques et physiologiques, propres au CO_2 véritablement libre.

* 2-6-1.

Seulement, dira-t-on, le courant aquatique n'est pas le flux sanguin...

S'il ne l'est pas, du moins arrive-t-il souvent que le "Minéral" préfigure le "Biochimique", lui serve en quelque sorte d'archétype^{*}. Et puisque pressentiment ne vaut confirmation, nous tenterons ici de trouver dans les colloïdes siliceux, associées dans les eaux courantes au destin du CO₂ libre, le pendant - dans une certaine mesure - des protéines plasmatiques.

Déjà nous avons vu l'eau carbonique déplacer dans le sol et entraîner les alumino-silicates colloïdaux (argiles) aussi bien que la silice ionique (SiO₂). En témoignent l'appauvrissement en argile de l'horizon A des Podzols, et l'évolution même des argiles d'un sol : du type Montmorillonite (peu évolué) au type Kaolinite (lessivé) plus pauvre en SiO₂ par rapport aux oxydes métalliques, et même jusqu'aux latérites et bauxites, surapauvries^{**} ; réciproque (ou corollaire) de ces arrachements : les incrustations siliceuses de certaines roches (meulières, grès) et surtout les dépôts argileux que nous avons décrits en aval des rivières (Lez), terrasses riveraines et encrassement du lit.

Or qui dit : déplacement par le CO₂, évoque par le fait même une réaction chimique où il se compromet, une quelconque combinaison comme ce fut le cas pour le fer ; celle-ci rien moins que facultative, puisque la dispersion de l'argile et son maintien en pseudo-solution dépendent de la présence du CO₂ dans le sol et dans l'eau (de

* cf. Demolon, p. 320 : "Le complexe absorbant (colloïdes du sol)... nous apparaît en définitive comme l'équivalent du Protoplasme"...

** Plus généralement, évolution des Siallites en Allites - Demolon, p. 55-60-129.

l'équilibre $\text{CO}_2 - \text{CO}_3\text{Ca}$). Nécessité donc d'une telle combinaison, mais en même temps laxité : la ventilation, la chaleur flocculent le colloïde avant de précipiter le calcaire, et avec plus de facilité. Une liaison d'ordre physique semble alors des plus probables, d'autant plus que comme les protéines les argiles sont colloïdales, et comme elles amphotères (radicaux NH_2 et $-\text{COOH}$ des premières, $-\text{OH}$ de l'alumine et $-\text{H}$ de la silice...), comme elles encore adsorbantes électives d'ions, surtout cations, avec appel électrostatique secondaire et condensation au contact du granule d'ions de charge contraire (atmosphère ionique ; théorie de la couche double ; adsorption polaire^{*} ...), etc...

Une combinaison de ce type, PHYSIQUE, entre argile et CO_2 n'a pas le moindre mérite de rendre compte de la plupart des phénomènes observés : gênante peut-être mais non dirimante en définitive pour la diffusion du CO_2 , elle n'en pourra pas moins tempérer les diverses réactions chimiques lors de la titrimétrie, qu'elle compromet^{**} ; non équimoléculaire, elle rendra possible à du CO_2 surajouté à une eau de source argilo-carbonique de se combiner à son tour ; sans influence sur la concentration ionique de l'eau, elle ne modifiera ni son pH, ni les résultats de la titration de $/\text{CO}_2/$; protectrice enfin vis-à-vis du cation flocculant Ca^{++} , elle lui laissera le champ libre en se rompant (ventilation), d'où floculation du colloïde, et une relative irréversibilité^{***} justifiant son absence ultérieure dans une eau recarbonisée^{****} ; etc...

* Benezech, p. 411 - Demolon... p. 133..., 303..., 358...

** cf. in Annexe II, l'effet "tampon" des colloïdes, parasitant le dosage de $/\text{CO}_2/$ par acidimétrie.

*** cf. Benezech, p. 427 - Le calcium adsorbé par l'argile réduit l'hydrophilie de celle-ci.

**** ... surtout si, comme c'était le cas, la recarbonisation s'effectuait dans un récipient différent de celui utilisé pour la ventilation.

Nous rappellerons alors le taux qui nous parut excessif^{*} de CO_2 équilibrant nécessaire pour prévenir l'incrustation dans l'eau du Lez, fleuve à haute teneur en argile : Comme si cette argile rendait inefficace une partie du CO_2 "libre", la DISSIMULAIT au calcaire dissous tenté par le retour à la terre.

Une semblable "dissimulation" ionique se produit on peut l'affirmer à l'égard d'un hydrobionte, la liaison physique entre argile et CO_2 n'étant pas grosse de conséquences pour la seule hydrochimie mais encore pour la physiologie. Le phénomène de DONNAN en effet consiste en l'inégalité de répartition des ions diffusibles de part et d'autre d'une membrane, sous l'influence d'un ion non diffusible (colloïde) ; une des relations exprimant cette inégalité^{**} constate que le nombre d'ions diffusibles l'emporte du côté du colloïde, comme si l'absorption et l'attraction électro-statique par ce dernier constituaient un frein à leur libre échange. En clair, si une solution colloïdale se trouve équilibrée par une autre non colloïdale plus pauvre en cristalloïdes, cela signifie que la présence du colloïde a eu pour conséquence un appauvrissement de la solution dans ses possibilités d'échange. in concreto qu'une fraction du CO_2 dissous dans une eau argileuse s'avère impuissante sur la physiologie ou la biologie de la Planaire : DISSIMULEE.

Dès lors la cause nous semble entendue : 1 mé de CO_2 dans une eau ventilée recarbonisée correspond effectivement à 1 mé de CO_2 LIBRE, diffusible dans l'instant, dont nous avons vu les effets néfastes pour l'animal ; mais la même quantité dosée dans une eau hypogée

* 2-4-2.

** Bénezech, p. 467...

pourvue de ses colloïdes siliceux n'équivaut pour une part probablement majeure qu'à un CO_2 "en liberté surveillée", contingentée : un quantum seulement s'en trouve disponible, cependant que le reste, présent pour le chimiste mais masqué à la Planaire, se trouve réduit à jouer les acidités de contact avant qu'échangeables^{*}, les "acidoïdes" si l'on nous autorise cette terminologie qui l'assimile à l'argile par quoi il se trouve momentanément ensorcelé.^{**}

Ainsi la vitalité de la Planaire s'expliquerait dans telle eau de source, pourtant six fois plus riche en CO_2 dissous qu'une eau recarbonisée in vitro et toxique ; ... ou bien encore dans telle eau hypogée dont artificiellement on aura doublé la pCO_2 . Justifiée aussi l'absence de tropisme remarquée dans l'essai 15 de l'expérience 23.11.63 (fig. 25-a), où s'affrontaient en un pseudo-gradient deux eaux de source, dont l'une trois fois plus riche en CO_2 abondait également en argile relativement à l'autre, etc...

*

Pour CONCLURE cette discussion sur le problème de la toxicité du CO_2 libre, il semble bien que nous devions considérer à part deux ordres de faits, très différents :

- 1) le cas des eaux ventilées recarbonisées : nous sommes ici en présence de CO_2 LIBRE sensu stricto. Malgré que nous ayons constaté avec lui certains des effets positifs reconnus aux eaux de source

* Demolon, p. 358 : "le potentiel (d'une suspension de sol) dépend à la fois de la concentration des ions H^+ libres... et des ions H^+ fixés sur les micelles".

** ... comme le vieil empereur qui "im ùnterirdischen Schlosse, hält er verzaù bert sich".

(survivance et métabolisme...), la toxicité se trouve très tôt atteinte, pour quelques dixièmes de mé/l.^{*} Rien pour nous surprendre en cela : en réanimation humaine par exemple, le passage est rapide de la stimulation bulbaire par un léger supplément de CO_2 (carbogène) à une dépression respiratoire par excès de ce gaz (effets anesthésiants)^{**}. Une marge aussi étroite entre le meilleur et le pire dit assez la haute activité du CO_2 sur un organisme vivant.

- 2) Le cas des eaux carbonisées naturelles :

Des taux dosés 5 à 10 fois supérieurs maintenant à ceux que nous venons de trouver toxiques, mais paradoxalement des conséquences bénéfiques pour la Biologie. CO_2 dissous certes, et diffusible à plus ou moins brève échéance sans doute aucun, mais non point libre pour autant : empêtré en majeure partie dans une liaison plus que vraisemblable avec les colloïdes argileux ou autres (?)...

Notre faveur, on le voit, irait donc en la circonstance à une conception tripartite du CO_2 des eaux courantes, calquée sur celle que les biochimistes admettent pour le sang^{***} :

- d'une part un CO_2 (bi)carbonaté (HCO_3^- et CO_3^{--}), combiné avant tout aux alcalino-terreux, et assimilable au T. A. C., non

* Le CO_2 respiratoire rejeté dans un élevage confiné aurait mêmes signification et conséquences que la carbonisation artificielle : neutre ou bénéfique dans le cas d'une eau de source pourvue de son CO_2 (12.12.62), toxique dans celui d'une eau ventilée (01.06.63).

Ce mécanisme intervient-il dans la différenciation de la mortalité décrite in 3.3.1 ? Probablement pour un aval confiné (12.09.62, fig. 28), mais non s'il est aéré en permanence (22.05.63)...

** Pierre-Bourgeois, pp. 46-321.f et 322...

*** Benezech, Hamburger, ...

diffusible sinon après lente décomposition saline : "réserve alcaline" des eaux courantes, et leur capital osmotique essentiel.

- d'autre part un CO₂ dissous non salifié, facteur d'équilibre acido-basique, le "CO₂ libre" du dosage ; notion synchrétique en réalité qui se subdiviserait à son tour, tout au moins au regard de l'hydrobionte sinon du chimiste :

... en une fraction libre vraie (mineure), la seule hautement diffusible et active, bienveillante pour la Planaire mais aux confins de la toxicité si l'on en croit nos expériences,

... et une seconde fraction (majeure), liée aux colloïdes minéraux et par là tempérée dans ses ardeurs, dissimulée, non diffusible directement quoique disponible dans l'immédiat en cas de perte de la précédente, présente donc "sans s'imposer", atoxique à forte dose : le contraire même de la première.

Une telle conception - car il s'agit bien là de plus qu'une hypothèse - nous paraît concilier l'ensemble des faits observés souvent contradictoires et des théories admises en général. Nous ne voudrions pas cependant en terminer avec elle sans relever la double valorisation qu'elle implique, d'une catégorie "obscur et sans gloire" de constituants du G. C., et de la notion même de G. C. :

- Valorisation des Colloïdes minéraux : alors que le CO₂ pour ses qualités remarquables a été partout cité, présent et actif, que HCO₃⁻ son compère l'équilibrait ou intervenait dans le tropisme, que le Fer et divers autres oligo-éléments ont pris rang déjà dans le conditionnement de la flore, les Colloïdes ne se sont manifesté à notre attention jusqu'ici que pour encrasser le benthos ou provoquer dans nos élevages des troubles circulatoires mortels : rôles ingrats et passifs s'il en est. Or les voici maintenant promus au rang de régulateurs du

CO₂ libre, au point qu'à leur contact le potiron devient carosse, les souris laquais, et le prolétariat moteur de l'histoire...

- Valorisation également de la notion même de G. C., justification de notre parti-pris de le considérer comme un TOUT. Cette révélation en effet de la toxicité d'un CO₂ isolé de son "contexte minéral" nous paraît constituer un rappel - si d'aventure nous étions tenté de l'oublier - du bien-fondé d'un point de vue global, hostile à disjoindre des substances associées dans les conditions naturelles. L'arbitraire a été démontré d'un tel divorce en regard de l'hydrochimie, mais aussi maintenant de la physiologie et de la biologie : comme le tropisme se fondait à la fois sur /CO₂/ et /HCO₃⁻/, l'effet bénéfique de l'amont sur les Planaires repose sur la présence complémentaire de CO₂ et des colloïdes minéraux, tout comme encore le prochain chapitre nous montrera ce même CO₂ concourant par des voies indirectes avec les oligo-éléments métalliques à la bienfaisance de l'amont.

Bref, la notion proposée de gradient carbonique des eaux courantes ne devra plus désormais nous apparaître comme syncrétiste par faiblesse de l'analyse ou défaut de discrimination, mais bien au contraire synthétique, pour répondre à la réalité des faits, hydrologiques et biologiques.

B I L A N G E N E R A L

de l'influence DIRECTE du G. C. sur les Planaires

Doublément justifié dans sa conception, le G. C. vient en deux chapitres de nous prouver qu'il possède toutes qualités requises pour figurer au nombre des facteurs écologiques (abiotiques).

... les QUALITES :

il oriente d'aval en amont les Planaires (tropisme), et dans le même sens stimule de façon croissante activité sensitivo-motrice et métabolisme, favorise aussi la survie dans l'épreuve et, quoiqu'un doute subsiste encore par l'infirmité de l'expérimentation, semble se prêter toujours mieux au développement biologique et démographique (incubation des cocons, croissance, maturation, fécondité...).

... d'un FACTEUR ECOLOGIQUE :

parce qu'avec évidence des conditions de vie - qu'elles soient de température, de courant... ou de G. C. - plus ou moins satisfaisantes pour les besoins subjectifs et objectifs d'une espèce vivante se manifestent par une inégaie répartition du peuplement. Nos observations prodiguées en seconde partie s'éclairent maintenant et prennent tout leur sens, qui nous ont révélé les diverses Planaires liées aux eaux hypogées naissantes, comme nourrissons appendus au sein maternel : tous refuges d'égale attirance, et garanties de survivance et de santé, et symboles de fécondité...

La cohérence frappante, et signalée déjà, des différents aspects du conditionnement par le G. C. vaut encore comme preuve supplémentaire de la réalité de ce "champ d'influence", à moins qu'elle

ne témoigne seulement d'un "esprit de système" exacerbé chez le rédacteur (?). Au lecteur d'en juger.

Il ne faut point déguiser pourtant qu'à la limite des certitudes, subsistent pénombre ou obscurités, doutes et hypothèses ; l'influence du G. C. sur le développement est de ceux-là, de celles-ci les divers mécanismes envisagés, ou le rôle des colloïdes, etc... Devions-nous taire ces hypothèses ? Autant admettre pour le chercheur l'interdiction de regarder les étoiles avant que d'y poser le pied.

Au nombre encore des questions d'importance demeurées sans réponse : la part du réel et de l'artifice dans l'influence relative croissante exercée aux basses températures par l'amoncellement du G. C. La parole ici reviendrait maintenant au grand financier plus qu'au scientifique.

*

Mais un bilan lourd de formules sinon de chiffres parle souvent moins clair qu'une image capable de l'exprimer ; aussi avons-nous cherché pour conclure oeuvre de Maître qui l'illustre et résume en quelques touches de couleur, jetées sur la toile dans un faux désordre apparent par un émule de Claude Monet, ou mieux un bas-relief dont la forme jaillirait en contre-point des coups de gouge du sculpteur. Dans ce portrait^{*}, qui tient des deux techniques, où s'assemblent dix traits épars dans nos deux chapitres, le lecteur à coup sûr reconnaîtra la physionomie d'une Planaire élevée en eau d'aval.

- le fonctionnel : "... un métabolisme basal abaissé de 20 à 60 %... torpeur et hébétude profonde... indifférence... s'endort parfois en plein jour... idéation lente comme ses mouvements, reste volontiers immobile et ne se déplace que lentement comme à regret... inertie digestive... frilosité..."

* De Gennes, pp. 164 et suiv...

- l'organique : "La croissance se fait mal, la taille est en retard de 20 à 30 %... retard dans le développement psycho-moteur... quand vient l'âge de la formation, organes sexuels et caractères génitaux ne se développent pas..."

- l'évolution enfin : "chétif et fragile, vit rarement vieux, meurt presque toujours précocement du fait d'une infection intercurrente... évolution lente, coupée de rémissions qui peuvent survenir à propos d'une maladie fébrile, d'un séjour dans un pays de chaleur et de soleil... (jusqu'au jour où) atteint d'une torpeur progressive... de plus en plus indifférent et déprimé, de plus en plus las, il s'oriente vers l'immobilité, la somnolence et la mort". Exeat.

Or il s'agit là justement de quelques traits saillants du Syndrome Myxoedémateux décrit en clinique humaine. La description serait-elle autre, quels termes en faudrait-il changer pour la Planai-
re léthargique, hypotrophique et fragilisée de nos élevages décarbo-
nisés ? Avant de crier à l'artifice de rédaction, que l'on veuille
bien considérer le dénominateur commun évident de l'un et l'autre "pa-
tient" : leurs oxydations déficientes, le métabolisme ralenti ; à même
mécanisme, mêmes symptômes et devenir semblable, dans la diversité des
causes.

C'est à n'en pas douter parce qu'elles interviennent à ce même niveau : sur le métabolisme, que des causes très éloignées peu-
vent ici s'additionner ou se contrarier là : témoin cette fièvre capa-
ble d'atténuer pour un temps l'hypothyroïdie du goîtreux, témoin l'été
susceptible de faire oublier à la Planai- (d'aval) l'hypocapnie am-
biente, tandis qu'à l'inverse l'acidité carbonique d'une eau naissante
y rend relativement plus supportable l'altitude ou la froidure hiver-
nale.

Quoi que l'on pense de ces analogies, retenons du moins l'hypothèse qui s'en dégage : que l'influence du G. C. sur le métabolisme des Planaires pourrait bien en dernière analyse constituer le noeud du Problème, la clef des phénomènes observés.*

*

Nous aurions pu en rester là, l'action directe du G. C. sur les Planaires paraissant cernée dans ses grandes lignes. Mais si le poète vit de l'air du temps, la Planaire ne saurait se satisfaire de l'eau courante, laquelle à elle seule ne saurait prétendre représenter son "milieu" de vie. Le milieu, c'est aussi pour de telles errantes les espaces benthiques où elles vagabondent en quête de quelque Graal incertain. Et parce que justement le G. C. informe ces espaces, ici en vertes vallées ailleurs en désert lunaire, et que la provende n'a jamais laissé quiconque indifférent, l'hypothèse méritait d'être approfondie d'une intervention indirecte du G. C. sur les Planaires par le biais de leur nourriture : tel est l'objet de notre dernier chapitre.

*

*

*

* ... l'amont favorisant par sa richesse en CO₂ libre l'utilisation tissulaire de l'oxygène. cf. Pierre-Bourgeois, p. 41-43..., LABORIT (1966), ...

CHAPITRE QUATRIEME : EFFETS ECOLOGIQUES (indirects) du G. C.

- microflore et alimentation des Planaires -

Après les relations "neurectodermiques" des Planaires avec le milieu aquatique : directes (sensitivo-motrices, et par échanges gazeux percutanés), possibilité encore de relations "entodermiques" : indirectes, par le biais de la nourriture fournie par ce même milieu.

- 1) ALIMENTATION des Planaires et MICROFLORE benthique.-

- carnivorisme en élevage, mais avec des degrés, et des réserves : il devient aléatoire quand la Planaire ne peut compter que sur elle-même...
- examen systématique de contenus digestifs dans la nature : la microflore benthique semble bien constituer la base de l'alimentation des Planaires, au moins jusqu'à l'âge adulte.

- 2) MICROFLORE benthique et G. C.-

- démonstration expérimentale du conditionnement par le G. C. de cette micro-flore benthique : algues diverses et bryophytes...
- action globalement favorable de l'amont (et défavorable de l'aval) ; effets singuliers : quantitatifs de CO_2 , qualitatifs du fer (et autres O.E.).
- le G. C. dans son "contexte naturel", climatique et pédologique : "amont + argile + froid + courant" signifient microflore... et nourriture maximales ; l'inverse pour aval + calcaire + chaleur + eau stagnante.

- 3) Absence d'un conditionnement alimentaire effectif en relation avec le G. C.-

- l'offre alimentaire : toujours garantie en quantité organique par les eaux naissantes où s'assemblent les Planaires, mais non en qualité (teneurs en O.E.) du fait de l'influence du climat et de la nature du sol - Gradient dégressif de l'apport catalytique.
- la demande alimentaire : uniforme au plan quantitatif, mais probablement supérieure du point de vue O.E. chez les reproducteurs sexuels - Parallélisme donc avec l'offre : dégradation qualitative de la consommation.
- faits d'observations et expériences suggèrent bien une relation entre apports catalytiques et distribution des espèces ou des modes reproducteurs... mais le G. C. sensu stricto se trouve en réalité hors de cause.

CONCLUSIONS :

- Aucune influence écologique manifeste du G. C. sur les Planaires par l'intermédiaire de leur alimentation : des conditionnements directs ou plus puissants l'empêche.

- mais non pas aucune action : "connivence" certaine avec ces facteurs déterminants.

"Tout le monde sait que l'abondance des Poissons marins et d'eaux douces est en relation avec la richesse du plancton. Leur développement dépend des conditions alimentaires réglant le développement des algues, vrai fourrage pour tous les animaux aquatiques... Repérer les endroits riches en plancton, c'est donner aux pêcheurs des indications précieuses...".*

Il n'était que d'appliquer aux Planaires semblable raisonnement, en recherchant l'immixion éventuelle du G. C. dans leurs problèmes alimentaires. Nous nous sommes en effet trop attaché jusqu'à présent à prouver et apprécier l'existence pour cette faune d'une influence du G. C. directe et immédiate, par les voies de son seul neurectoderme feuillet de relation par excellence (sensitivo-motrice et respiratoire) avec le milieu extérieur. Mais l'oubli aurait été répréhensible d'un second type de relation "par le canal" des tissus entodermiques ; car pour être plus primitives ces relations là n'ont rien de secondaire, et dans le cas de la Planaire moins encore que pour nous-mêmes, qui pourtant avant-hier encore dépendions totalement d'une circulation placentaire, puis de notre bol de bouillie, avec une proto-conscience oro-anale.

* Kufferath (1929), pp. 165 et 215.

La question est donc abordée maintenant de cette seconde catégorie de relations avec le milieu, indirecte et médiate puisque par le biais de l'alimentation ; et sa solution, pour comporter elle aussi ce même palier intermédiaire, comprendra par conséquent deux aspects successifs, celui de la nourriture des Planaires et celui du conditionnement par le G. C. de cette nourriture, restant à prouver en outre, après avoir ainsi montré la possibilité d'une influence du G. C. sur les Planaires par ces cheminements détournés, la réalité effective d'une telle influence.

I - ALIMENTATION DES PLANAIRES ET MICROFLORE BENTHIQUE

La citation faite plus haut de Kufferath n'est pas sans soulever d'emblée une objection princeps apparemment décisive, en admettant que nul ne conteste le principe d'une relation entre aliments et alimentés (entre l'abondance et la qualité de la nourriture offerte d'une part et d'autre part la croissance, la régénération, la fécondité sexuée ou non, l'expansion... de la population de Planaires qui en dispose)^{*} : toute faune aquatique ne consomme pas du fourrage, pour reprendre l'expression employée par l'auteur. On aura beau prétendre qu'à tout prendre même le loup se nourrit d'herbe, "par personne interposée" s'entend, il n'en reste pas moins vrai que la brebis souffre avant lui lorsque l'été brûle les alpages (en souffre-t-il d'ail- leurs ?). Or la Planaire est comptée parmi les "loups".

* des D. subtentaculata élevées à 20° en eau de l'Hérault, et approvisionnées à profusion de gammares, atteignent facilement une taille double de celle qui leur est coutumière dans ce fleuve et à cette température...

Les auteurs^{*} en effet considèrent habituellement cette faune comme carnivore. Nous-mêmes après tant d'autres avons alimenté des mois durant de gammarès sectionnés la plupart de nos élevages, avec des résultats satisfaisants,^{**} ayant offert avec succès également foie cru, sang cuit, et autres chères carnées.

La cannibalisme entre Planaires a été maintes fois décrit; nous l'avons observé dans la nature comme en élevage, aux dépens d'individus jeunes ou surtout blessés, dont le sillage appétissant était manifestement pour leurs congénères invite à la curée.

La voracité pour l'aliment carné nous a semblé d'ailleurs sujette à variation ; plus élevée dans les sources (Buis, 15^e) que dans des eaux peu carboniques, plus grande aussi chez des adultes reproducteurs que pour des nouvelles-nées, plus marquée encore chez D. gonocephala que chez P. felina... Ayant par exemple offert à titre d'essai de fins copeaux macérés d'un fromage à pâte cuite (Emmenthal) à ces deux espèces, nous avons pu constater à plusieurs reprises le refus absolu de P. felina, contrastant avec les tentatives de consommation, certes sans grand enthousiasme, de D. gonocephala, etc...^{***}

Bref, le carnivorisme des Planaires paraît l'évidence même... au moins autant que la rotation du soleil autour de la terre.

*

* Hyman, etc...

** (voir note *) page précédente.

*** ANNEXE XV : différences de comportement alimentaire en élevage.

D'autres observations cependant ne sont pas sans venir tempérer une conception aussi catégorique, et avant elles une simple remarque de bon sens : apprécier à sa juste valeur le lièvre à la broche, et en faire sa nourriture habituelle, nous semblent notions parfaitement distinctes dont l'amalgame dessert la science; entre elles s'interpose en effet la possession de jambes véloces, armes de jet ou pièges prohibés, tous instruments offensifs... dont notre Planaire apparaît fort démunie dans sa chasse au Gammare.

L'essai qui fut alors tenté de loger le loup dans la bergerie, de faire vivre ensemble gibier et chasseur, ne fit que confirmer notre pressentiment.

Expériences 19.11.63^{*} et 14.12.63

- 19.11.63 : 40 P. felina à jeûn cohabitent dans les mêmes élevages pendant 25 jours (ce qui fait 1 000 J x P) avec 11 Gammare vivants; température moyenne de 10°.
- On remarquera plusieurs fois que des excréments - résidus d'une alimentation végétarienne - de ces Gammare ont été ingérés par les Planaires, mais une fois seulement nous retrouverons au matin un des Amphipodes dépecé et consommé par 3 P. felina, sans qu'il soit possible de préciser s'il a été surpris par la mort... et les Planaires, en pleine activité ou sur son lit d'agonie.
- 14.12.63 : même dispositif. Ce sont maintenant 18 D. gonocephala à jeûn qui disposeront pendant 25 jours "sans oser ni user" de 14 Gammare vivants. La température voisine de 5° excuse peut-être cette

* 3.2.1., fig. 25-c.

froidueur, mais peut-être aussi "les raisins étaient-ils trop verts" ?

Bref, même en ne tenant pas compte de cette seconde expérience où le froid rend légitime un manque d'ardeur, on aboutit à la proportion de 1 gammare attrapé pour 1 000 J x P, soit pour un seul Nemrod deux "lièvres" par lustre : fréquence (ou rareté) qui confère aux festins d'exception qui en résultent cette figure d'évènement mémorable que nous leur reconnaissons.

Tel n'est donc pas le "pain quotidien"...

*

"Faute de grives, on mangera donc des merles"... voire des crottes de Gammare, lesquels pour leur part semblent se contenter de "fourrage". Certain jour nous récoltons au Verdus plusieurs et minuscules P. felina de teinte beige pâle, que nous abandonnons au laboratoire pour la nuit dans un cristalliseur, sous des pierres verdies d'algues encroûtantes recueillies au même endroit du ruisseau ; au matin quelques unes de ces Planaires se voient dénoncées par un intestin injecté de couleur vert foncé. L'allusion paraît claire...

Récoltes encore de P. felina, de D. gonocephala, à la Buèges et au Verdus, dans leur "prairies aquatiques" polychromes d'algues bleues, vertes, et rouges : plusieurs parmi beaucoup affichent un tube digestif opacifié, qui de vert foncé, qui de rouge-brun, qui de vert-jaune...

Encore, il nous souvient d'une D. tigrina récoltée de fraîche date que nous avons sectionnée en arrière juste du pharynx avant de l'observer : ce pharynx dévaginé quêtait quelque proie sous l'objectif

stéréoscopique, jusqu'à ce qu'il trouve le contenu répandu des propres entrailles de l'animal ; il se mit alors à brouter inlassablement, digne émule des Danaïdes, tandis que par l'éventration même des bols ingérés se déversaient tout aussitôt. Or là encore, le contenu intestinal en cause n'était que purée verte, d'origine végétale évidente...

Ainsi, partis de la notion d'un carnivorisme exclusif, et patent au laboratoire pour autant que la proie s'y prêtât, sommes-nous venus maintenant à celles de Planaires pour le moins omnivores dans la nature, rien moins que rebutées par le "fourrage" cher à Kufferath : frugivores par nécessité sinon par goût. N'est pas carnivore qui veut...

*

L'examen extemporané systématique de contenus digestifs à l'état frais nous a montré alors les Planaires à peu près exclusivement végétariennes dans les conditions naturelles, du moins durant la première phase de leur développement.

Principes et technique d'examen :

- 1) les récoltes ont été opérées dans différents cours d'eau : Verdus, Buèges, Lez, (source du Buis), et pour chacun d'eux à différents niveaux (stations étagées).

- 2) pour pouvoir être écrasés vifs entre lame et lamelle sans encombrer par un parenchyme surabondant le champ d'observation, les animaux sont choisis de taille inférieure ou égale à 10 mm (pré-pubères) ; cette façon de procéder n'est pas sans avoir l'inconvénient de limiter à cette classe d'âge la portée de nos observations.

- 3) les individus à intestin injecté (de vert ou rouge-brun) sont retenus de préférence : garantie d'une ingestion alimentaire abondante sinon récente - Aisée dans les sources, une telle sélection s'avère impossible en aval où ces aspects sont quasi introuvables.

- 4) pour prévenir la digestion chimique capable de "défigurer" le contenu digestif, les Planaires sont conservées à basse température (6-8°), ou mieux encore examinées dans les heures qui suivent leur récolte.

- 5) cette observation se pratique à objectif 25x ou 45x, entre lame et lamelle, dans une goutte d'eau ou de Lugol, après section transversale para-médiane et écrasement progressif. De la sorte, on peut considérer séparément, et confronter, le contenu digestif vu par transparence, puis en train de se vider, enfin extériorisé et mélangé de parenchyme.

Résultats de l'observation systématique :

Neuf fois sur dix, l'ingestion de nourriture remonte à quelque temps, et le contenu intestinal après au moins un début de digestion chimique s'avère d'identification difficile, si même la chose reste possible : corps figurés "défigurés", ratatinés, fissurés, déformés..., cependant que la métabolisation des pigments a donné lieu à une riche palette, allant du vert noirâtre au rouge-orangé en passant par toute la gamme des verts et des jaunes, s'agissant aussi bien de fragments géométriques que de gouttelettes ou enclaves liquides. Cette polychromie en particulier, signant à nos yeux un degré avancé de digestion, était en général trouvée chez les Planaires à intestin coloré en brun-rouge (à l'oeil nu), au lieu que celles injectées de vert correspondaient plus souvent à une prise alimentaire récente.

Une fois sur dix cependant le repas était assez proche pour que les corps figurés se soient conservés à peu près intacts, simplement agglutinés par un mucus abondant (lors de l'ingestion pharyngée); leur identification faite, il devenait ensuite possible de les reconnaître chez d'autres Planaires après, et malgré, une digestion partielle.

Nous n'avions pas ici la prétention de déterminer des espèces botaniques, ni même des genres - chose pour laquelle le spécialiste algologue lui-même au vu d'un appareil végétatif complet avec organes reproducteurs s'accorde souvent un temps de réflexion ou de mise en culture - mais avant tout l'intention de nous assurer de la nature foncièrement végétale du contenu intestinal : petite ambition en vérité.

1 - en faveur de cette nature végétale...

la pigmentation verte dominante et les couleurs "d'automne" prises en cours de digestion, les parois cellulaires épaisses et rigides, les figures géométriques régulières : rondes ou filamenteuses... etc...

2 - les formes identifiées^{*} avec certitude restent rares :

par exemple, algues coloniales du type "Eudorina" : 6 à 8 de ces sphères d'une centaine de cellules (?) chacune dans une D. subtentaculata (Lez V). Mais dans la règle, les algues mono- ou oligocellulaires dominant ; chlorophycées monocellulaires : fusiforme (D. gonocephala : Buèges V), ou ronde avec chloroplaste en forme de morula (P. felina :

* d'après Emberger - Chadeffaud (1960).

Lez, et Buèges II bis), ou encore ovoïde avec un volumineux chloroplaste allongé... ; bâtonnet, probablement Cyanophycée, constitué de 4 cellules (P. felina : Verdus) ; fragment de thalle d'Hildenbrandtia regularis (P. felina à Verdus III : une seule fois) ou d'une Chlorophycée filamenteuse ; rares Diatomées (Buis) ; plus fréquemment : hormospores avec encore des mouvements de reptation (Verdus, Buèges), ou sporocystes à coccospores de Cyanophycées, gamètes nageurs (?) ou coccoïdes, inclus ou non dans leur gamétocyste, archéthalle (?) globuleux avec cellules sphériques ou polygonales, membrane et gelée, etc... etc...

D'une façon générale, le groupe des Cyanoschizophytes, et les cellules reproductrices et fructifications d'autres (?) algues nous ont paru avoir le maximum de fréquence.

Signalons enfin trois aspects courants lors de ces examens directs, qui nous ont au début induit en erreur ; nous indiquons ici, sous toutes réserves, ce que nous croyons être leur nature exacte.

- 1) cellules à rhabdites : la couleur verte de ces derniers prête à confusion, mais teinte plus claire, homogène et iodophilie accentuée.
- 2) amas épithéliaux, constitués après écrasement de la Planaire : allure de pseudo-ciliés. - 3) cellules amoeboïdes de l'intestin, avec vacuoles, enclaves et fragments phagocytés : qui évoquent justement une amibe.

3 - en faveur du rôle alimentaire de ces cellules végétales -

leur abondance quasi exclusive (rareté des ciliés ou autre micro-faune) ; leur situation tantôt extra-, tantôt intra-cellulaire dans les cellules amoeboïdes (phagocytose) ; leur diversité dans une seule de ces cellules ; leur aspect intact ou au contraire attaqué par les ferments (couleur, forme...) ... Etaient exclus par conséquent une

ingestion accidentelle concomitante de celle d'une proie carnée, un transit sans suite digestive, un quelconque parasitisme algal.

4 - variation qualitative et quantitative de l'aliment végétal.

Les observations des contenus digestifs de Planaires recueillies un même jour^{*} en des stations étagées d'un cours d'eau nous ont apporté en outre deux ordres d'enseignement :

... VARIATION QUALITATIVE

Les formes végétales relevées dans une rivière donnée diffèrent de fréquence aussi bien que de nature d'une station à l'autre, a fortiori par rapport à celles d'un autre cours d'eau. La chose ne saurait surprendre vu l'étagement et la variation écologique des algues, mais elle signe à nos yeux pour les Planaires l'absence d'une spécificité alimentaire étroite. Tout fragment (végétal) d'assez petite taille pour être dégluti par leur pharynx "lécheur"^{**} semble pouvoir être consommé, cette faune nous apparaît de la sorte liée à une catégorie dimensionnelle d'aliments bien plus qu'à une ou plusieurs espèces définies d'algues, ... ou d'animaux. L'ubiquité d'ailleurs des Planaires ne permettait-elle pas de le pressentir ?

... VARIATION QUANTITATIVE

nous avons évoqué la rareté en aval, pour ne pas dire l'absence, de Planaires montrant un intestin injecté de rouge ou de vert ; à ce

* Buis : 26.09.63 - Buèges : 16.10.63 - Lez : 25.10.63 - Verdus : 13.11.63.

** léchage effectué par les cils du bord libre du pharynx : mélange de balayage, d'agglutination avec du mucus sécrété, et de succion.

constat macroscopique répondent des aspects microscopiques, quantitatifs : moindre variété des formes végétales - formule "monotone" - c'est-à-dire moins d'espèces, et moindre abondance surtout du contenu digestif, avec des formes intactes d'ingestion récente jouxtant d'autres formes déjà à demi digérées.

Une moindre quantité du "fourrage" disponible est-elle en cause ? Rien de plus vraisemblable^{*} ; mais aussi bien peut-être une moindre voracité des Planaires en rapport avec la température^{**} ? Quoiqu'il en soit, le contraste est remarquable de cette demi-vacuité de la lumière intestinale, de cette digestion "en clairière" observée en aval, avec les Planaires de source gorgées d'une abondante purée végétale souvent consommée depuis peu.

En bref le BILAN des mœurs alimentaires des Planaires peut se dresser de la façon la plus simple :

1 - Si en élevage - et grâce surtout à notre complicité active - cette faune nous est apparue de prime abord comme carnassière, voire cannibale, ...

2 - ... une observation plus attentive a révélé tous les degrés possibles dans cet appétit de "chair fraîche" (majeur par exemple chez D. gonocephala ou D. lugubris, en période de reproduction, mineur par contre pour des P. felina immatures...), et aussi qu'il

* cf. 2.6.1., et plus loin 3.4.2.

** sensiblement étale en octobre - novembre d'amont en aval (Buèges : 14°, Lez : 15°), elle se trouve par conséquent, compte tenu de leurs besoins respectifs, plus basse et inhibante pour une espèce d'aval que pour une espèce d'amont (cf. 1.2.3.).

n'avait rien de strict (consommation éventuelle de végétaux détritiques ou frais), et plus encore que sa satisfaction restait aléatoire à cause des moyens réduits dont disposaient les Planaires, les jeunes en particulier, pour s'emparer de proies vivantes et véloces (reptation, lenteur, absence d'appendices préhenseurs, hésitation devant la violence...).

3 - Enfin, l'examen systématique des contenus digestifs d'individus prélevés dans les conditions naturelles a apporté la preuve, du moins pour les prépubères, d'un régime végétarien quasi exclusif fondé sur la microflore benthique oligocellulaire et ses fructifications (frugivorisme), sans spécificité étroite.

3 - AU TOTAL donc : ... les Planaires sont omnivores, consommant ce qu'elles peuvent (accessibilité et dimensions) avant que ce qu'elles veulent (Carnivorisme occasionnel, c'est-à-dire exceptionnel).

... mais au moins jusqu'à l'âge adulte (et là encore sans doute), la microflore benthique figure la base de leur alimentation (végétalisme).

II - MICROFLORE BENTHIQUE ET GRADIENT CARBONIQUE

Déjà nous avons admis le principe général d'un conditionnement par le G. C. des végétaux aquatiques, et cité sur ce thème plusieurs observations.^{*} Mais puisqu'il est établi maintenant que la microflore benthique constitue le "pain quotidien" des Planaires, autrement

* 2.6.1.

dit accède au rang de facteur écologique vraisemblable, nous ne pouvions nous satisfaire à son sujet d'une simple présomption, suffisante jadis lorsqu'il ne s'agissait que de déceler de façon empirique une émergence dont l'analyse hydro-chimique ultérieure apporterait la preuve incontestable.

Nous avons donc vérifié par l'expérimentation, pour cette microflore habituée de nos sources mais bientôt raréfiée plus en aval, sa subordination pressentie au G. C. Ce faisant, nous avons confirmé les conclusions de divers auteurs concernant l'action supposée du CO₂ et du fer dissous^{*} ; en même temps s'est trouvée justifiée notre propre utilisation de cette flore comme symptôme révélateur d'une eau hypogée naissante ; enfin sa signification s'est affirmée davantage de chaînon intermédiaire, dans une relation écologique éventuelle unissant le G. C. aux Planaires par le canal de leur alimentation.

*

Expérience 30.09.63^{**}

- Dans cette expérience déjà citée sur le tropisme dans le G. C., les deux cristallisoirs de 8 litres contenaient chacun de l'eau en provenance de la source du Lez : même agitation permanente et renouvellement tous les 2 ou 3 jours, mêmes températures de 18-21°, même exposition au Nord devant une fenêtre, pendant 50 jours environ.

* WEHRLE (1927) : distribution des algues en fonction du pH - KUFFERATH (1929) : nécessité de présenter les sels nutritifs, sous forme soluble pour être assimilable ; rôle de la chaux, du pH, du rapport des divers ions entre eux, de la température... - USPENSKI (1929) : fer indispensable à Volvox, influence du pH - KOK (1949) : fer et croissance de Chlorella. - KOBLENC - MISHKE (1955) : forte action du fer sur la multiplication cellulaire et l'accroissement de la masse organique d'algues planctoniques, etc...
** 3.2.1. et fig. 25-b.

- Non modifiée en (A) donc carbonique, relativement riche aussi en fer et argile, l'eau subissait en (B) ventilation par une micropompe, d'où pour ces deux substances précipitation avant et avec le CO_3Ca ; la différenciation finale transparait dans les chiffres suivants : en amont 1,5 à 1,8 mé de CO_2 contre 0,3-0,4 en Aval, et 5,7 mé en (A) pour 3,5-5,5 en (B) d' HCO_3^- .
- Des flotteurs en plexiglass, immergés sous les couvercles et faisant également office de contre-courant, manifestaient l'influence du G. C. sur la microflore : en effet, malgré des nettoyages à la brosse répétés de loin en loin ils se recouvraient d'une écorce minérale et végétale très caractéristique et différenciée.

... en amont (A), dépôt lisse et gluant de teinte vert-foncé : argile floculée et thalles divers ; un examen microscopique succinct reconnaîtra de nombreuses algues vertes et bleues, oligocellulaires ou filamenteuses, sans compter divers ciliés, rotateurs, etc...

... en aval (B), le contact est rugueux, la teinte blanchâtre avec des traînées noires, sans coloration verte aucune. A l'examen, en plus des micro cristaux de calcite sablant tout, une microflore de même type qu'en (A) sera pourtant décelée, mais infinitement moins dense.

- BREF, des algues "épilithiques" ont cultivé spontanément "au plafond" de deux élevages couplés et identiques à l'aération de l'eau près. Sans que la précipitation argilo-calcaire puisse ici être mise en cause pour ses effets mécaniques, une différenciation quantitative s'est fait jour dans cette microflore, en rapport avec le G. C. : le pôle "amont" se révèle pour elle le plus favorable des deux.

Expérience (princeps) 09.09.63^{*}

Non plus ici observation fortuite dans un élevage, mais essai systématique.

DISPOSITIF : L'algue bleue filamenteuse Phormidium sp. nous était familière dans nombre des émergences visitées. Au Verdus, dont elle disparaît quelques mètres après la source en même temps qu'apparaissent sur les calcaires du lit les premières traînées "rouilles", nous la prélevons en plein courant (qu'elle affectionne^{*}) sectionnant pour cela une tige battante de jonc qu'elle enrobait d'un long fourreau vert sombre (prédilection pour les substrats organiques).

- Au laboratoire : 4 bocaux à conserve ménagère, de 1 litre, avec fermeture hermétique ; "eau-mère" de la fontaine Rigal (St G.). En (A) : cette eau de source naturelle, bicarbonatée calcique, riche en CO₂ dissous (0,6 mé env.) mais pauvre en Fer (sol calcaire) - En (B) : la même eau après ventilation de plusieurs heures - En (A') : l'eau de source enrichie en bicarbonate ferreux, 50 ml/l. d'une macération de laine d'acier - En (B') enfin : le même apport de fer qu'en (A') suivi d'une ventilation comme pour (B).

Au total donc, deux eaux d'amont (A, A') et deux d'aval (B, B') différentes deux à deux par les teneurs en Fer et en CO₂, mais malheureusement non agitées faute de moyens.

- Dans chacun de ces 4 bocaux, on met en culture à l'obscurité un tronçon identique, long de 1 cm, du jonc gainé de son manchon algal. Une fois fermés les récipients sont couchés sur le côté de telle façon que

* citée in 1-3-3 : mécanisme d'action du courant.

le fragment végétal repose sur leur paroi à mi-distance du fond et du couvercle. Après une nuit, l'algue douée de mouvement actif aura adhéré à cette paroi de verre (thigmotropisme), se répandant sur elle "en tâche d'huile".* Les bocalux sont alors redressés, exposés à la lumière du jour au Nord, et leur eau (à 16-22°) renouvelée toutes les 24-48 h. Le feutrage algal en expansion va figurer désormais une auréole vert-clair centrée d'un "coeur" plus sombre, le fragment initial : image "en co-carde", qui s'élargit progressivement à la mesure de la croissance de Phormidium.

RESULTATS au 8ème et 12ème jour (fig. 29) - Ce développement, différen-cié dans les divers bocalux, sera apprécié en fonction de trois critè-res : l'intensité du dégagement d'oxygène consécutif à l'assimilation chlorophyllienne, la coloration du fragment central, enfin l'extension périphérique du feutrage filamenteux.

- 1) le dégagement gazeux : il s'objective pour partie par des bulles restées emprisonnées dans le feutrage. Presque inexistant dans l'eau décarbonisée (B), à peine plus marqué en (B') mieux pourvu en fer, il se révèle maximum en eau carbonique ferreuse ou non (A A').

- 2) la masse verte centrale : décolorée et en voie de dis-parition en (B), tout aussi petite mais vert foncé en (B') décarbonisée ferreuse, on la trouvera doublée de taille encore que moins dense qu'à l'origine dans les 2 eaux carboniques (A A').

- 3) le feutrage filamenteux : il constitue en définitive le test le plus explicite et complet. Réduit, livide et exagérément clairsemé en eau décarbonisée (B), ce feutrage apparaît bien vert

* abandonnée à la lumière du jour, l'algue dégagerait de l'oxygène qui emprisonné dans le feutrage la ferait flotter, empêchant ain-si toute adhésion.

quoique à peine plus fourni en eau ferreuse décarbonisée (B') ; il atteint ses plus grandes dimensions dans les deux eaux d'amont (A et A'), non sans quelques différences toutefois : de couleur soutenue et très uniforme en (A'), il s'y montre voilé par un abondant dépôt d'hydroxyde ferrique^{*} ; rien de tel évidemment en (A) où le fer manque, mais une inégale densité du tapis végétal, un aspect "peladique" très remarquable, résultat d'une alternance entre lacunes claires et plages plus colorées.

Par la suite, au 12ème jour, le décalage de (A) par rapport à l'eau ferreuse (A') la plus bénéfique ira s'accroissant, tout autant que le retard de (B) sur (B') : action propre du fer.

CONCLUSIONS-

- 1) action globale du G. C. :

Cette expérimentation met en évidence de prime abord le rôle positif du CO₂ dissous et du Fer dans le développement de l'algue étudiée, c'est-à-dire encore l'influence déterminante du G. C. pris comme un tout : d'amont (A A') en aval (B B'), l'eau s'appauvrit dans son ensemble, et avec elle la croissance de Phormidium.

Cependant, pas plus qu'il ne nous a paru conforme à la réalité des choses de dissocier dans notre étude de l'oxygénation des Planaires les teneurs en O₂ des facteurs température et courant, pas davantage ici nous ne pouvons disjoindre /CO₂/ et /Fe⁺⁺/ de leur "contexte" hydro physique naturel : spatial et surtout climatique et saisonnier ; la notion d'activité relative d'une substance chimique devrait toujours croyons-nous, dans l'esprit de l'écologiste, primer

* cf. 1-3-3.

celle plus restrictive de quantité. Si donc l'on surajoute mentalement aux seuls effets de l'aération manifestés par notre expérience ceux du courant^{*} (en régression générale depuis la source, et depuis la morte-saison hivernale)^{**} et plus encore ceux de la température (surappauvrissante en aval et en été, pour l'hydrochimie aussi bien que pour l'être vivant utilisateur), on concevra sans peine que la croissance végétale simplement diminuée *in vitro* en eau ventilée (B B') puisse dans les conditions estivales des eaux courantes s'annihiler. Le contraste *in vivo* entre amont et aval sera centuplé.

- 2) action différenciée du CO₂ et du Fer dissous.

L'expérience distingue ensuite les influences respectives de ces deux constituants du G. C.

- En ce qui concerne le CO₂ dissous, la comparaison de (A) ou (A') à l'eau d'aval correspondante le montre capable d'influer quantitativement sur le développement algal, rôle conforme au "génie" plastique reconnu en général à tout composé organique élémentaire ; l'assimilation chlorophyllienne ne dépendant plus pour certaines conditions satisfaisantes de température et d'éclairement que de la seule pCO₂^{***} (loi du minimum) permet l'élaboration de quantités en rapport de matière vivante.

- En ce qui concerne le Fer, les homologues de même carbonicité (A) et (A'), ou (B) et (B'), suggèrent plutôt de sa part une intervention qualitative sur la croissance, action en accord elle aussi avec les "talents" catalytiques bien connus de ce métal ; la "pelade" (et la

* apprécié par l'algue. cf. 1-3-3.

** cf. précipitations in fig. VI.

*** ... renforcée ou non par la pression hydro-dynamique (courant).

chlorose ?) imputable à carence martiale, que l'on observe en (A), traduirait une dysharmonie du développement, tandis qu'inversement le tapis algal réduit en (B'), mais bien coloré cependant et conformé, atteste pour de telles eaux des possibilités mineures certes mais non perverties pour autant : en un mot eutrophiques.

En Bref, suivant CO_2 /, hyper- ou hypotrophie, au lieu que selon Fe^{++} /, eu- ou dystrophie de Phormidium.

*

Les expériences suivantes ne feront que nous confirmer pour d'autres espèces végétales "d'amont" les notions acquises.

Expérience 21.03.63 (bis)*

DISPOSITIF : 3 cristallisoirs de 8 l., eau-mère de la fontaine Rigal, pauvre en fer (0,5 mé de CO_2 - 4,4 mé d' HCO_3^-) - En (A) : l'eau de source, carbonique ; en (A') : enrichissement en fer ; en (B) : ventilation - Agitation permanente pour (A) et (B) - Lumière du jour très faible, indirecte (cave éclairée par un soupirail) - La température s'élèvera progressivement de 13° à 16°.

EVOLUTION :

- le 25 avril, nous ajoutons dans chacun une pierre portant une touffe de la Rhodophycée Batrachospermum sp., récoltée à la source du Cabrier (St G.).

* distincte de son homographe.

- le 1er mai (J. 6), l'algue très saine dans les 2 eaux carboniques (A) et (A') a pris un aspect ratatiné et malade en eau décarbonisée (B).

- le 8 mai (J. 13), dégénérescence, et perte de la coloration brune en (B) - Apparence saine en (A), mais encore plus favorable dans l'eau enrichie en fer (A'), malgré l'absence préjudiciable d'agitation.

RESULTATS : après 16 jours de culture, le 11 mai.

... en eau carbonique ferreuse, non agitée (A') : l'aspect primitif en "colonne vertébrale" s'est intégralement conservé : santé florissante.

... en eau carbonique agitée mais pauvre en fer (A) : habitus comparable, encore que l'extrémité des rameaux, abîmée, semble en légère régression.

... en eau ventilée et agitée (B) : toute structure spongyloïde visible à l'oeil nu a disparu, aussi bien que la pigmentation brun-rouge ; coloration verte ? (envahissement par une chlorophycée filamenteuse ?).

*

Expérience 01.06.63

DISPOSITIF : 4 bocaux de 1 litre à fermeture hermétique :

... en (A₁) : eau naturelle de la source du Buis (St G./Hérault) avec 1,1 mé de CO₂ et 4,9 d'HCO₃⁻ ; un peu plus riche en fer que celle de la source Rigal.

... en (A') : la même eau après macération à 8° en flacon clos durant 48 h. d'une pelote de laine d'acier, puis dilution par 2 volumes d'eau (A) naturelle.

... en (A₂) : eau ventilée d'abord, puis recarbonisée à un taux supérieur (1,4 mé) par du CO₂ de production chimique (acide tartrique plus bicarbonate de sodium).

... en (B) : toujours la même eau de source, mais après ventilation de plusieurs heures : 0,3 mé de CO₂ et 4,5 mé d'HCO₃⁻.

Soit en définitive, 1 eau d'Aval et 3 eaux d'Amont : naturelle, enrichie en Fer, sur-enrichie en CO₂ (après ventilation).

- Dans chaque bocal, un clade long de 3 cm d'une Hépatique à thalle Aneura pinguis (L), que l'on trouve immergée en eau sub-immobile à la source du Verdus, dont elle disparaît d'ailleurs en quelques mètres. Après récolte, cette Hépatique a été conservée 45 jours à l'obscurité et à température de 6-8° dans une eau de source isolée de l'air.

EVOLUTION et RESULTATS : du 15 juillet au 5 septembre, soit durant plus de 50 jours, les 4 bocaux non agités ni renouvelés seront abandonnés à une température d'environ 20° (± 2), dans une cave exposée au midi mais éclairée seulement par une faible ouverture (demi-obscurité diurne). L'aspect terminal observé a été reproduit in fig. 29.

... en eau de source naturelle (A₁) : le clade a pris une couleur vert-brun, mais six rejets bien verts de 6 mm sont visibles sur les zones de bourgeonnement (croissance staturale 6 x 6 = 36 mm).

...^{en}/eau de source ventilée surcarbonisée (A₂) : couleur verte plus franche (ou plus claire ?) ; il y a 8 rejets, dont certains ramifiés, de 12 à 15 mm (croissance staturale 8 x 13,5 = 108 mm).

... en eau de source naturelle enrichie en fer (A') : la croissance est au maximum, 10 rejets ramifiés de 20 à 30 mm, et couleur vert-brun du clade comme en (A₁) - (croissance staturale 10 x 25 = 250 mm).

... en eau de source ventilée décarbonisée (B) : clade incolore et transparent après digestion de toute sa matière organique ; seules subsistent 5 lunules vertes au niveau des zones de multiplication végétative (croissance staturale 5 x 1 = 5 mm).

Bref : involution en eau d'aval, évolution en eau d'Amont, d'autant plus active que l'eau est plus riche en CO₂, et surtout en Fer. Les indices de croissance respectifs résument en 4 chiffres cette situation : 5 - 36 - 108 - 250.

L'Hépatique Aneura pinguis apparaît bien elle aussi conditionnée par le G. C.

x

Expérience 30.05.63

DISPOSITIF : eau-mère de la source du Buis (St G./Hérault) alimentant un "débit continu" (25 l/j) du type de la fig. 11 ; 2 cristallisoirs de 8 litres agités, sous couvercle de contact, en demi-lumière diurne, et à température 17-21° :

... en amont (A') : /CO₂/ = 1,1-0,85 - /HCO₃⁻/ = 4,95 - enrichi en fer par 50 ml d'une macération de laine d'acier ajoutés matin et soir.

... en aval (B) : ventilation permanente par aérateur - /CO₂/ = 0,25 - 0,20 - /HCO₃⁻/ = 4,9 - 4,5 - fer floclé, eau incrustante.

- Le 4 juin on met en place dans chaque cristallisoir :
... une petite touffe de la Cyanophycée Phormidium sp. de la source du Verdus,

... une pierre de calcaire marneux oxfordien, recueillie à la source du Verdus et encroûtée d'algues épilithiques diverses : Cyanophycées et Chlorophycées non filamenteuses, lui conférant une teinte vert-jardin lisse et brillante,

... une pierre de calcaire dolomitique bathonien, récoltée dans le Verdus inférieur à quelque distance de la résurgence, et portant quelques filaments d'une Chlorophycée ainsi qu'une touffe de Batrachospermum sp.

Soit au total deux catégories d'algues d'Amont "de stricte obédience" (Phormidium et épilithiques encroûtantes), et deux autres moins étroitement cantonnées aux émergences encore que coutumières à des degrés divers d'eaux non incrustantes (Batrachospermum et Chlorophycées filamenteuses).

EVOLUTION et RESULTATS - La température : 17° le 4 juin, va s'élever progressivement à 18° le 16 juin, 20°5 le 4 juillet, 22° le 15 juillet ; la précipitation du fer (en A') et du calcaire (en B) s'intensifie alors de façon considérable.

- 1) Phormidium : aucun développement en aval, rapidement bruni, puis fâné et blanchi par le CO_3Ca précipité. En amont, il reste vert, s'étale sur le fond et se développe légèrement en juin ; mais se fânera ensuite progressivement en juillet (chaleur ? carence en fer ?).

- 2) Les algues encroûtantes épilithiques : En aval, la pierre verte vire rapidement au gris blanchâtre, à peine verdissant sur la face inférieure protégée du dépôt de CO_3Ca . Le microscope stéréoscopique montrera la surface saupoudrée d'innombrables microcristaux de calcite.

En amont : la pierre reste bien verte sur ses deux faces, mais là aussi quand en juillet le fer précipitera massivement la teinte perdra de sa vivacité et tournera au gris-vert ; pas de microcristaux à l'examen microscopique.*

- 3) Batrachospermum et la Chlorophycée filamenteuse : La Rhodophycée bien brune, flottante et rameuse en Amont s'y laissera à peine envahir par quelques filaments de l'algue verte. En aval au contraire, dégénérée, soudée et agglutinée en un bloc massif, elle disparaît sous le dense feutrage vert qui l'enrobe.

Seule donc entre toutes, la Chlorophycée filamenteuse semble apprécier l'aval, etc...

En définitive :

- un amont plus favorable que l'aval à une microflore diverse plus ou moins liée aux émergences : influence du G. C.

- l'intervention évidente aussi du facteur Température, capable par son excès d'amoindrir ces effets favorables de l'amont ; sans que l'on puisse préciser cependant s'il s'agit là d'une action

* Observations identiques pour des algues épilithiques dans l'expérience 09.09.63 où nous n'avons décrit que le développement de Phormidium : couleur finale grise en eau décarbonisée (B) (encroûtement disparu), gris-vert en eau ferreuse ventilée (B'), vert et rutilant comme au premier jour de la récolte dans les deux eaux carboniques ferreuse ou non (A) et (A').

directe de la chaleur sur l'algue, ou seulement indirecte, consécutive à l'appauvrissement en fer du milieu inhérent au réchauffement.

*

BILAN de l'action du G. C. sur la Microflore, et SYNTHÈSE.

Si l'expérimentation qui précède nous semble plus qu'explicite quant à l'influence du G. C., il n'en sera pas moins délicat d'en restituer les données parmi l'ensemble des conditions naturelles. Nous dresserons donc un bilan de ces expériences en trois volets successifs, consacrés respectivement : à la microflore concernée, à l'action du G. C. sur elle, au contexte naturel enfin de cette action : climatique et géo-pédologique.

- 1) la microflore subordonnée au G. C.-

Algues diverses nous l'avons vu, épilithiques ou filamenteuses : Cyanophycées, Chlorophycées, Rhodophycées... ; également un Bryophyte immergé, que sa taille exclut sans doute de la "table" des Planaires, mais dont les fructifications ou spores doivent être recevables au même titre que des algues oligo-cellulaires.

Rien d'étonnant à cette similitude dans le conditionnement par le G. C. si l'on veut bien considérer l'absence commune à l'un et l'autre embranchement de racines absorbantes capables d'emprunter au flot hyporrhéique plus riche que l'épigée, ainsi qu'en l'espèce, pour l'Hépatique, d'organes aériens susceptibles d'utiliser le CO_2 atmosphérique. Pour l'un et l'autre, tout approvisionnement minéral (fer) ou organique (CO_2) dépend par conséquent de façon similaire et entière du seul milieu aquatique.

Les besoins spécifiques certes diffèrent : telle algue plus qu'une autre se montre cliente des émergences, et telle autre encore capable à coup sûr d'utiliser le CO_2 des bicarbonates descend chercher en aval une température vraisemblablement plus clémente et favorable pour elle (Chlorophycée filamenteuse), mais l'important à nos yeux consiste bien en ceci : le rassemblement remarquable que nous avons observé en amont, luxuriant et privilégié, des Algues benthiques (seules accessibles aux Planaires) trouve dans le G. C. sa justification majeure.

Le double intérêt de ce constat d'influence du G. C. sur cette microflore, nous l'avons dit : confirmation de la valeur symptomatique reconnue déjà à celle-ci dans le dépistage des émergences*, et confirmation aussi de son rôle écologique "potentiel" à l'égard des Planaires (comment en effet une inégale distribution de la nourriture pourrait-elle passer inaperçue de qui la consomme ?).

- 2) l'action du G. C. sur cette flore -

Elle tient pour l'essentiel en une phrase : l'amont plus riche globalement permet meilleurs développement et reproduction, au lieu que l'aval appauvri ne peut apporter qu'inanition.

Un mécanisme secondaire à envisager, certainement non négligeable dans le cas qui nous occupe d'une microflore épilithique : la précipitation (argilo-)calcaire en aval ; la dernière expérience citée 30.05.63 semblait bien en effet montrer en eau incrustante que le dommage était moindre pour les algues encroûtantes à la face inférieure des pierres, la moins exposée à la "pluie de cendres" (néfaste ?).

* 2.6.1

Quant au mode d'action intime de cet encrassement minéral, nous n'en sommes qu'aux hypothèses : écran mécanique fait aux échanges, à la lumière ? ou plus encore intervention chimique "de contact" (du calcaire), très comparable sans doute à celle que peut exercer le SUBSTRAT dont on sait la susceptibilité différenciée au regard de la microflore.*

Mais l'expérience nous a permis davantage : de discriminer dans cette influence favorable globale de l'amont du G. C., d'opposer des effets HYPERtrophiants, ceux de l'apport organique (CO_2 dissous), à des effets EUtrophiants, résultat d'apports métalliques ; car le Fer bien entendu n'est ici que chef de file exemplaire, imité par de nombreux autres oligo-éléments : l'extrapolation se peut tolérer.**

* Lorsque par exemple la Rhodophycée Hildenbrandtia sp. choisit entre deux pierres : dans le Verdus un calcaire Aalénien gréseux et plus riche en fer ou bien à la résurgence de ce ruisseau une marne Callovienne plus argileuse de préférence au calcaire marneux Oxfordien voisin, lorsque encore à la source du Lez elle macule un fragment de terre cuite en laissant intact un calcaire compact Berriassien juxtaposé, cette algue ne manifeste-t-elle pas ainsi une prédilection du même ordre que celle qu'elle exprime dans le G. C. pour le fer et l'acidité, une semblable réserve devant l'alcalinité, fut-elle ici "de contact" seulement avec ces roches à haute teneur en $\text{CO}_3\text{Ca-Mg}$?

La seconde partie de cette thèse a décrit pour le G. C. une double expression : hydrologique et pédologique, l'une reflétant l'autre. Rien d'incongru par conséquent à présumer pour une Algue des goûts en matière de substrat inspirés de ses affinités hydrologiques et vice versa ; parce que tout interface solide-liquide offert à son encroûtement participe nécessairement des caractéristiques chimiques des deux "phases" en présence qu'il relie plus encore qu'il ne les isole. Il y aurait en revanche contradiction certaine pour cette même Algue à fuir par exemple le contact d'une eau incrustante, tout en tolérant celui d'une roche calcaire que l'on sait le fruit de pareille incrustation.

** cf. 2.3.3.

Au CO_2 donc l'intensité de la croissance algale : la quantité, au Fer cependant l'harmonie de ce développement : sa qualité. Distinguo d'intérêt spéculatif ? En rien, car si la nature admet une certaine disjonction de ces apports respectifs - et notre expérience 09.09.63 autorise telle présomption - la séparation des pouvoirs permettra à la flore d'exprimer deux modalités distinctes de carence : un "nanisme harmonieux" (B') ou une dystrophie monstrueuse (A).

Mais notre point de vue se doit d'épouser celui d'un éleveur avant que d'un botaniste. Si l'on en croit la première partie de ce chapitre : qui approvisionne la microflore, nourrit de ce fait la Planaire. Il semble donc loisible de supposer déjà pour une HYPOnutrition ou une MALnutrition de la première la possibilité de retentir à son tour et de façon singulière sur la seconde ; tant il est vrai que du règne végétal au règne animal la discrimination reste valable dans l'ensemble entre deux catégories de besoins alimentaires, les uns satisfaits par des apports organiques avant tout quantitatifs, à visée plastique (ou énergétique), et les seconds que seuls combleront des apports minéraux, ceux-là qualitatifs en priorité parce que sans vicariance possible, destinés à jouer à dose minime dans l'économie de l'être vivant un rôle dynamique ou catalytique.

Bref, la différenciation de l'influence du CO_2 et du Fer sur la microflore nourricière nous ouvre la voie de deux éventualités, deux types possibles de retentissement (indirect) du G. C. sur la faune qui la consomme.

- 3) le conditionnement dans le CONTEXTE NATUREL -

Lors de l'expérience 09.09.63 (fig. 29), nous avons dit l'arbitraire d'une dissociation entre G. C. et contexte naturel hydro-

physique ; l'analyse ne se justifie en effet qu'autant qu'elle précède une synthèse. Un G. C. dans les eaux courantes s'intrique étroitement avec une évolution saisonnière du débit et de la température,^{*} et si les conséquences du TOUT vérifient bien grosso modo le témoignage du laboratoire, elles le peuvent désavouer dans le détail : aux saisons extrêmes. L'été avec son éclaircissement maximum stimulant pour l'algue, sa chaleur et son faible débit "épuisants" pour le G. C., joue en aval les "anges exterminateurs" : ce ne sera plus "carème" comme en expérience, mais disette et disparition radicale de la microflore d'amont trop aventurée hors des sources. L'hiver au contraire : peu de lumière, beaucoup de débit et de froid conservateurs pour les éléments actifs du G. C. ..., voilà qui permettrait en aval à la même microflore des regains de fortune. La dernière expérimentation 30.05.63, où s'inverse à température croissante une influence jusqu'à là favorable aux algues d'amont, montre assez qu'il ne s'agit pas de vaine rhétorique.

Mais il est d'autre contexte encore au G. C. que l'évolution saisonnière. Considérons la figure 29 avec ses quatre cocardes en disposition rectangulaire : avec évidence, les eaux correspondantes rendent compte de deux variations hydrochimiques, distinctes et perpendiculaires :

... la première verticale, d' (A' A) en (B' B), relève de la ventilation autrement dit exprime le G. C. stricto sensu : changements postérieurs à l'émergence et modelés par les conditions saisonnières de température et de débit, bref imputables aux facteurs EXTERNES.

* 2.4.3.

... la seconde, horizontale, dans le sens (A' B') - (A B) vers l'une ou l'autre direction, dépend des échanges des eaux d'infiltration avec les sols lessivés (fonction assumée en l'occurrence par l'expérimentateur), précède dont le G. C. au contraire de la précédente : changements préalables à l'émergence et influencés de moindre façon par le climat général (en rapport avec la latitude ou l'altitude); la nature prévaut ici des sols d'origine ou de transit, leur structure physique (porosité, perméabilité) et leur composition chimique (acidité ou "calcium actif" antagoniste), sur l'humidité et la température peu fantasques en profondeur. ^{*} Au total, les facteurs INTERNES sont prépondérants.

Le même schéma vaut aussi bien au laboratoire que dans les conditions naturelles, de sorte qu'en un point X d'un cours d'eau, les teneurs en CO₂ et en Fer (O. E.) expriment la RESULTANTE des deux processus envisagés, dans l'ordre : le processus hypogée, d'enrichissement (non toujours), puis le processus épigée d'appauvrissement (toujours). Et plus notre point s'écarte de l'émergence, plus sa "physiologie hydrochimique" (CO₂ et Fer) reflètera l'action des facteurs externes : eaux évoluées ("ectodynamomorphes"); tandis que s'il tend au contraire vers la source, l'action modelante l'emportera des facteurs internes : eaux non évoluées, ("endodynamomorphes").

Telles dialectique et terminologie sont familières au pédologue, ^{**} et notre dessein transparaît en même temps que le parallélisme

* cf. 2.3.2-3, 2.4.2., fig. 17, etc...

** Selon qu'un sol est plus ou moins évolué, plus ou moins éloigné (dans le temps) de ses origines : la roche-mère, l'importance respective s'inverse dans le déterminisme de la physionomie actuelle, des facteurs internes (caractères physico-chimiques de la roche...) et des facteurs externes (température et précipitations...), d'où les deux grandes catégories opposées, dont nous avons détourné les vocables pour notre propre usage - Glincka (1914) - Demolon (1960), p. 49... etc...

remarquable des situations dans les eaux courantes et dans les sols. Notre but premier cependant ne réside pas dans ce rapprochement si instructif soit-il, mais consiste à montrer à travers lui l'absurdité qu'il y aurait à abstraire le G. C. de la variation qui l'a précédé : des eaux d'infiltration dans l'intimité du sol. "Qualis pater talis filius", malgré que : "A père avare, fils prodigue" ; ce n'est point digression que d'évoquer le géniteur, mais mise en place d'un "auteur" dans le contexte de sa lignée.

En définitive, nous réduirons le contexte naturel du G. C. à ces deux aspects primordiaux : les conditions EXTERNES de climat et de saison efficaces sur l'hydrophysique et beaucoup moins dans la profondeur du sol, et les conditions INTERNES géo-pédologiques qui l'ont vu naître. Nous croyons alors pouvoir schématiser de la façon suivante les deux situations extrêmes proposées dans la nature à la microflore par les eaux courantes, charge restant au lecteur d'imaginer les multiples cas intermédiaires possibles :

- 1) Amont + Argile + Froid + Courant...

signifieront pour un milieu aquatique le maximum de richesse utilisable : en CO_2 , en Fer et oligo-éléments... donc une microflore benthique surabondante, diversifiée, eutrophique... L'apogée de cette flore se situera au Printemps, lorsque l'apport énergétique de lumière, moteur dans l'assimilation chlorophyllienne - de chaleur aussi à un moindre degré - tend vers le zénith, cependant que l'apport de matériaux (G. C.) amorce à peine sa recession. Inversement...

- 2) Aval + Calcaire + Chaleur + Stagnation...

feront, conjugués, le lit du plus grand dénuement hydrologique possible, réduiront ainsi notre microflore au comble de la misère. Et

l'Automne en marquera le fond, quand cette flore affrontée à la pauvreté majeure du milieu, achevée par les coups de boutoir des crues, les verra tous deux relayés aux jours d'avant le solstice d'hiver par l'infirmité de l'éclairement...

Ainsi donc dans notre Languedoc, émergences montagnardes du Paléozoïque et Printemps seraient lieux et temps des plus "verts pâturages" aquatiques - Coïncidence fortuite ou non, l'épanouissement maximum qui leur correspond de la biologie et de la démographie des Planaires ?

La troisième question fondamentale de ce chapitre vient d'être posée : y a-t-il conditionnement effectif des Planaires par leur alimentation ?

III - LE G. C. CONDITIONNE-T-IL LES PLANAIRES

PAR LE BIAIS DE LEUR NOURRITURE ?

- Nous venons de démontrer successivement :

... que la microflore benthique constituait le fondement de l'alimentation des Planaires,

... et qu'elle dépendait étroitement du G. C.

Les éléments sont en nos mains par conséquent d'une relation éventuelle, médiate, entre G. C. et Planaires ; ne reste à prouver que la réalité d'une telle relation.

* ... mieux, voudrait dire : l'efficience.

- Et quand elle serait, il faudrait encore la préciser : influence globale, ou dissociée ? Les deux catégories de constituants du G. C. actifs sur la microflore, le CO_2 dissous et les oligo-éléments métalliques indispensables, pourraient avoir en effet incidence inégale dans les conditions naturelles, de sorte que la quantité d'aliments disponible - à moins que ce ne soit au contraire leur qualité nutritive - se trouve influencer davantage sur la faune.

- Par ailleurs, si l'on admet le principe général selon lequel la nourriture est capable par son abondance ou encore sa qualité d'influencer la distribution, la biologie, la démographie... d'un quelconque être vivant, il convient de remarquer dès l'abord que ce n'est point l'excédent ou la suffisance alimentaire qui le peuvent manifester, puisque par définition même il leur correspond des conditions de vie satisfaisantes de ce point de vue (alors que très probablement jugulées par d'autres facteurs, insuffisants eux : loi du minimum). Le défaut seul en regard de besoins définis, quantitatifs ou qualitatifs, sera susceptible de se traduire en "geste", nous voulons dire par une faune diminuée de quelque façon : en nombre, en taille, en possibilités biologiques... etc... (toujours la même loi du minimum).

- Nous formulerons donc une nouvelle fois, en ces termes, le problème posé : "les eaux courantes naturelles recèlent-elles pour les populations de Planaires des menaces effectives de CARENCE alimentaire en relation avec le G. C. ?

... menaces saisonnnières (c'est-à-dire localisées dans le temps) ou permanentes (localisées dans l'espace) ?

... carence, soit globale, soit dissociée et partielle : quantitative (hyponutrition) ou qualitative (malnutrition) ?".

Telle formulation, plus explicite, nous conduira ainsi à confronter l'offre de la micro-flore benthique et la demande des diverses espèces, des divers états reproducteurs aussi, à pourchasser toute éventualité de "recession" de l'une ou "d'inflation" de l'autre, et cela dans toutes les situations possibles en eau courante : climatiques ou saisonnières, hydrographiques et géographiques.

- 1°) L'OFFRE alimentaire :

Trop d'évidence peut induire en erreur : ainsi, d'après ce qui précède, la microflore s'appauvrit au long du macro G. C. d'une rivière ; de là à conclure que famine menace en aval...

Mais ce serait en l'occurrence faire peu de cas des observations et expériences qui nous ont montré les Planaires, aussi bien "d'amont" que "d'aval", toujours rassemblées par un tropisme et implantées autour d'eaux naissantes, favorables à l'un et l'autre.

Telles implantations électives et privilégiées, conséquence directe de l'action du G. C. sur les Planaires (et sur la Flore), semblent donc de prime abord toujours garantir aux premières riche provenance ; celle-ci "corollaire" de cela. Les émergences pour cette faune jouent les pôles d'attraction et d'eubiose avant tout, puis de nutrition par surcroît.

Dès lors toute expression autonome (et péjorative) éventuelle d'un conditionnement par une microflore déficiente paraît exclue, puisqu'il y faudrait une eau véritablement d'aval ; toute menace présumée de carence serait écartée, condamnée à rester virtuelle à jamais, puisqu'aussi bien émergence rime avec abondance, hydrochimique et botanique.

Vérité d'ensemble pourrait bien cependant se trouver amendée dans le détail : l'abondance même a des degrés.

Nous savons les différentes espèces de Planaires obéissantes à des considérations climatiques avant qu'hydrochimiques, et plus précisément dépendantes des températures de la belle-saison ; même celles "d'aval" certes sont avides d'eaux possédant caractères chimiques de l'amont, mais à la condition expresse sine qua non d'une chaleur suffisante, que celle-ci résulte d'un mélange avec l'épigée ou d'un transit superficiel et ralenti dans un sol surchauffé, ou d'autre cause encore : D. subtentatulata par exemple apprécie hautement la source de Montpeyroux, mais avant toute autre chose ses 21°.*

Or de telles températures autorisent beaucoup de CO₂ et bien moins de fer dissous ; si l'on se souvient de nos essais sur ce métal, la chaleur le précipitait sans que varie en rien /CO₂/**. Le divorce est latent par conséquent entre ces deux substances actives sur la flore. Alors que les concentrations carboniques initiales variaient assez peu dans les divers micro G. C. de notre étude (de 0,4 à 2,0 mé), moins encore d'une saison à l'autre (d'environ 10 %)***, l'éventail des teneurs en fer peut s'ouvrir de façon bien plus considérable du fait de cette particulière sensibilité du métal aux températures élevées capables d'accélérer son oxydation, insolubilisante.**** Plus généralement, pour de nombreux oligo-éléments, réchauffement est synonyme d'appauvrissement, et du milieu, et du végétal-aliment.*****

* 1.2.3.-

** Exp. 21.10.63 in 2.2.3.

*** Par analogie avec /HCO₃⁻/ : cf. fig. VI et Annexe VIII -

**** Pédogénèse des "terres rouges" méditerranéennes, contraste avec la podzolisation... - cf. Demolon.

***** 2.3.3. : la richesse d'une espèce végétale en O. E. dépend de la nature du sol et du climat - (Goudot - Bertrand, pp. 19, 123-126...).

Le contexte climatique donc jouera dans le sens d'un amoindrissement QUALITATIF de l'apport alimentaire, depuis les monts jusqu'à la plaine, aussi bien que durant le "belle saison" (d'activité biologique des Planaires) dans les microbiotopes successifs qui s'échelonnent des origines d'un cours d'eau à son débouché. Plaine, Aval, Eté figurent trilogie de pauvreté (relative).

Quant au contexte géo-pédologique, il appuyerait plutôt lui aussi cette tendance à la baisse : les eaux hypogées en effet s'enrichissent toujours davantage en calcium à mesure que leur course depuis les monts se prolonge^{*}, à mesure aussi qu'elles lessivent les roches, dans l'ensemble plus calcaires, postérieures au Paléozoïque^{**}. Or plus de calcium, c'est aussi moins de fer^{***} ; la pétrification massive du CO₂ aux derniers temps géologiques nous vaut aujourd'hui moins d'oligo-éléments sous une forme assimilable.

*

En définitive, après avoir tour à tour craint le pire dans les eaux épigées, puis trop espéré des eaux hypogées, nous parvenons maintenant à une tierce conception : mitigée, de l'offre alimentaire faite aux Planaires par les conditions naturelles ; deux propositions divergentes et complémentaires la schématiseront comme suit :

- 1) surabondance QUANTITATIVE habituelle :

parce que contrairement aux eaux décarbonisées les diverses eaux naissantes où tendent toujours à se rassembler les Planaires même d'aval,

* cf. la Vis-Buèges in tableau 4 et Schoeller (1959), p. 53 et suiv.

** fig. 3

*** fig. VIII, a.

favorisent au maximum la microflore benthique consommable, parce que leur richesse en CO_2 garantit une production élevée de matière organique.

Telle abondance notons-le, abonde aussi dans le sens de Bodenheimer^{*}, pour qui les circonstances seraient exceptionnelles où la quantité d'aliments disponibles deviendrait facteur limitant pour une population animale.

- 2) ... par contre, paupérisation QUALITATIVE progressive dans le G. C. sensu lato :

A l'inverse de l'apport organique, dans l'ensemble "égal à lui-même", les teneurs en Fer et O. E. fléchiront au long d'un cours hydrographique ou hydrogéologique (fig. 5) dans les émergences successives, et dans la flore qui s'y abreuve : la garantie des eaux naissantes ne les couvre en effet qu'à demi, car la variation des conditions thermiques (plus chaudes) et celle de la nature du sol (plus calcaire) concourent et suffisent pour les déprimer.

Des monts à la plaine donc, des origines d'un fleuve à son estuaire, de l'hiver à l'été, l'apport catalytique s'exténue : s'appauvrit par conséquent pour D. tigrina par rapport à P. felina, pour les scissipares relativement aux reproducteurs sexués.

En remarquant toutefois que cette "récession" ne se trouve pas à proprement parler dépendre du G. C. dans son acception étroite (de variation hydropédologique liée au départ du CO_2 dissous), mais de son "contexte naturel" climatique et géo-pédologique.

* 1955, p. 58.

- 2°) DEMANDE alimentaire, et BILAN :

Face à cette offre : des besoins, que nous définirons là encore en trois temps dialectiques pour tenir compte de tout ce que nous savons des Planaires.

- I - A ne considérer que la période de pleine activité biologique, les diverses espèces s'échelonnent des sommets à la plaine et des sources aux embouchures dans un gradient thermique croissant. Or qui dit température en hausse, pense bientôt métabolisme accru, partant besoins alimentaires majorés : ainsi pour D. subtentaculata, qui à 10° en hibernation refuse pratiquement la nourriture tandis qu'elle s'y jette dessus trois et quatre fois la semaine à 20°, juste compensation d'une vitalité surmultipliée.

Dès lors, devons-nous croire que la demande grandit au long de ce gradient thermique, variant de la sorte à l'inverse de l'offre (du moins qualitative) ?

- II - Notre étude antérieure du facteur Température^{*} interdit telle supposition : les espèces et races de Planaires étagées dans la nature sont précisément accordées à des niveaux climatiques différents, et le décalage géographique observé ne fait que rendre compte de ce décalage de régime thermique. On peut admettre alors qu'une activité biologique comparable correspond pour chacune des espèces à son "optimum thermique", donc des besoins énergétiques semblables ; et la demande (quantitative) se maintiendrait par conséquent à peu de chose près équivalente tout au long (et en dépit) du gradient thermique évoqué, s'infléchissant plutôt en aval sitôt que s'infléchit à l'automne le dit gradient.

* Chapitres 1 et 2 de la première partie.

- III - En réalité, l'activité ne supporte la comparaison que pour l'intensité (... des mouvements, ... de l'accroissement démographique, etc...), nullement pour la qualité : chez D. gonocephala par exemple, maturation génitale et reproduction sexuée, au lieu que pour D. subten-taculata, l'agénésie du germen, des fissions suivies de régénération... Les besoins donc doivent différer, et non point tant au plan quantitatif que qualitatif : ne faut-il pas en effet à la femme enceinte et à l'embryon (par unité de poids) plus de fer et plus de vitamines ? Et la carence en manganèse ne stérilise-t-elle pas le rat bien avant que de lui prendre la vie^{*} ? Bref, la demande alimentaire en biocatalyseurs doit l'emporter selon toute vraisemblance chez la Planaire sexuée par rapport aux asexuées.

Car la démonstration n'est plus à faire que toute Planaire comme tout vivant doit satisfaire de tels besoins, en oligo-éléments : comme le végétal par exemple exige du fer pour synthétiser sa chloro-phylle et que le mammifère en requiert pour son hémoglobine, elle-même en attend de sa ration alimentaire quand ce ne serait que pour anabo-liser les cytochromes sur qui reposent sa respiration tissulaire, et dont la molécule comporte un ion ferrique indispensable.^{*} Besoins spéci-fiques, qualitatifs, qui d'une façon générale se posent cependant nous le savons en termes quantitatifs aussi : suivant l'état physiologique ou biologique (reproduction)^{**}... etc...

*

* Hyman...

** 1.2.3.

La cause paraît donc entendue, et le bilan simple à dresser (calqué sur celui de l'offre alimentaire) :

- 1) Au plan des exigences plastiques et énergétiques (en matière organique) :

. Puisque à une demande "quantitative" qui se peut estimer sensiblement étale en tous lieux et pour toutes espèces,

. répond une offre toujours élevée dans les eaux naissantes, où s'assemblent les Planaires,

. nulle menace systématisée ne transparaît, pas davantage saisonnière que géographique, d'une carence éventuelle.

Bref, de ce point de vue, et malgré l'évidence de la subordination au G. C. de la microflore-aliment, un conditionnement indirect des Planaires par le même G. C. (sensu stricto) semble des plus douteux : le conditionnement direct en a ôté la possibilité.

- 2) ... Au plan de la satisfaction des besoins catalytiques : en oligo-éléments...

. Une offre qui tend à s'affaiblir toujours plus, dans les micro-biotopes échelonnés des sommets à la plaine et des sources aux estuaires...

. se voit bien opposer une demande apparemment en rapport : de moins en moins exigeante, des espèces sexuées aux races asexuées ;

. mais parce que l'adaptation la plus manifeste n'exclut pas la nécessité^{*}, un conditionnement reste possible ici, péjoratif

* ... préalable ou contemporaine. Comme nous l'avons dit déjà à propos de la température, une (pré)adaptation génétique fut-elle patente ne nous semble en rien exclusive d'une quelconque connivence écologique ; l'africain quireste noir au Labrador et l'Isatis gris au Congo déniaient-ils pour cela au soleil toute possibilité d'influer sur la pigmentation cutanée, le mettent-ils définitivement hors de cause en ce qui les concerne ? Et faudrait-il alors ne sacrifier qu'au seul dieu Hasard ?

"en aval" sensu lato (et favorable en "amont"), des Planaires par cet apport catalytique épuisable.

Influence singulière, et doublement médiate d'ailleurs puisqu'elle suppose, outre l'intermédiaire alimentaire, l'intervention indispensable de facteurs adjuvants du G. C., le climat et la nature du sol, pour en rabattre la richesse initiale.

*

La parallélisme certes a de quoi troubler, entre l'évolution dégressive de l'offre catalytique et celle des besoins supposés en bio-catalyseurs, aussi bien que certaines coïncidences répétées - trop nombreuses pour être fortuites et que nous voulons croire motivées - comme par exemple entre des apports infimes en O. E. et des habitus infirmes pour les Planaires ; ils ne pouvaient suffire cependant à des conclusions catégoriques. Nous leur avons donc réuni quelques faits d'expérience, et le total s'il ne peut servir de démonstration péremptoire définit du moins une orientation, rend plausible une intervention des oligo-éléments dans l'écologie des Planaires.

Par quoi s'achèvera ce chapitre, pour lui tenir lieu de conclusion.

- 3°) Apports catalytiques et coïncidences écologiques.

a- DANS LA NATURE :

- En aval, en plaine, en été - trilogie de pauvreté en oligo-éléments pour le milieu nourricier - nos deux Planaires "infirmes" : asexuées, de plus petite taille, au métabolisme "le plus inerte sous l'aiguillon thermique"...

Dans les eaux fraîches d'amont et de montagne cependant, les plus riches aussi en O. E. : P. felina et D. gonocephala, à sexualité épanouie, taille supérieure, métabolisme actif pour un moindre niveau thermique...

- D. lugubris hante à l'envi l'un et l'autre séjour : mais sous des habitus différents et conformes aux deux précédents* (au maintien de la sexualité près).

- De même encore, fléchissement de la fécondité printanière et involution génitale pour les D. gonocephala de la Buèges en été, vers l'aval de leur biotope : températures sublimitantes certes, mais aussi baisse des apports en O. E. inéluctable à ces températures...

Aucun fléchissement contemporain par contre pour cette même espèce au Pas de l'escalette,** mieux une fécondité admirable : altitude 700 m et bien entendu moins de chaleur, mais le Trias aussi à portée de sonde ou presque, riche de ses gîtes métallifères et lavé au passage par les eaux exsurgentes.

BREF, coïncidence de races ou d'états biologiques "diminués" avec des apports alimentaires d'O. E. diminués (et réciproquement) ; dans l'épisodique ou dans le pérenne, parallélisme "des apports et du port".

*

* ... dans l'Hérault et ses sources riveraines. cf. : 1.2.3.-

** 2.7.2.

Par malheur dans ces exemples, excès thermique et carence en O. E. vont de pair, de sorte qu'on ne peut mettre en cause nommément le facteur hydrochimique plutôt que le facteur physique. Voyons donc d'autres cas où la nature du sol intervenant pour différencier les taux d'O. E., nous pourrions laisser de côté ce facteur température.

P. felina, la plus fonticole et thermofuge de toutes nos Planaires, se trouve vivre grâce à ces exigences de façon habituelle dans les eaux les plus riches en fer (et autres O. E.) : coïncidence fortuite ou obligée ? La possibilité étant parfois laissée à cette Planaire de choisir, nous pourrions en tirer quelque éclaircissement sur ce point.

De fait, à altitude comparable et température voisine, elle semble bien préférer les suintements riches de sols schisteux à ceux moins riches, issus de roches cristallines peu solubles* (Aigoual et Linguas, Caroux et bassin de St Gervais...).

Dans le Lez, la Buèges..., on la trouve manifestement en plus grand nombre ou de plus grande taille (voire les deux ensemble) près des sources et suintements collatéraux**, issus de limons humifères et plus riches toujours quoique plus chauds parfois, tandis qu'elle délaisse plus ou moins complètement la source-mère vauclusienne, proche, jaillie tout droit du réseau karstique béant et par là chimiquement plus pauvre. Davantage de CO₂ explique peut-être la préférence*** ou le mieux-être, mais cet avantage n'implique-t-il pas aussi le fer****

* Schoeller (1959), p. 56-58.

** 2.7.1. et fig. 17.

*** 3.2.1.

**** fig. VIII - ... tout comme : plus de calcium, c'est moins de fer.

La même P. felina enfin peuple la source du Verdus sans coloniser, malgré que la température n'y diffère guère, sa résurgence voisine (comme elle l'a fait à La Buèges)*. La teneur en fer doit-elle être tenue pour responsable, qui après la précipitation épigée du cours supérieur n'a pu se rétablir à son taux primitif par le lessivage dérisoire d'un conglomérat exagérément calcaire ? ... etc.

La température dans ces trois exemples semble mise hors de cause (identique si ce n'est supérieure de quelques degrés dans l'eau la plus attirante et bienfaisante), et le hasard hors de question.

La coïncidence alors de P. felina avec des apports élevés de fer apparaîtrait ainsi marquée au coin de la nécessité, non point (ou non point seulement) connexe des exigences thermiques de cette espèce, mais tirant d'elle-même sa propre justification.**

*

Deux tentatives d'implantation avortées, toujours de la même Planaire, en des eaux pauvres en fer (pour sourdre de terrains karstiques, jurassique moyen et supérieur) nous ont suggéré même conclusion, savoir : que ce métal serait plus particulièrement nécessaire à l'espèce.

Confondu plus haut dans une responsabilité commune éventuelle avec le CO₂ dissous, le fer s'en trouvera ici départagé, comme il a déjà pu l'être de la température.

* 1.1.3.

** ... ou "l'habitude est seconde nature".

Expérience 31.03.62

- Une centaine de P. felina en provenance de la source du Lez (collatérale, à près de 16°). Durant 48 h. on les accoutume en élevage à l'eau de leur futur habitat, et à sa température à peine plus basse. Elles sont ensuite réparties entre les deux sources du Cabrier et du Buis* (colonisées l'une et l'autre par D. gonocephala), déversées dans 4 niches apparemment favorables des points de vue : courant, température (13-15°) et richesse en CO₂ (0,5-1,0 mé), etc...

- Un mois plus tard, un unique exemplaire peu vivace sera retrouvé au Cabrier : premier et dernier du genre pour toutes les visites qui se sont succédées mois après mois.

Expérience 25.02.63

- Pareille façon de procéder : avec une cinquantaine de P. felina de la Buèges on ensemence le déversement dans le Verdus inférieur de la Fontaine du Four (St Guilhem - village). Abondance ici de gammares mais nulle D. gonocephala.

Aucune P. felina non plus ne sera jamais retrouvée par la suite, malgré une température n'excédant jamais 16°, un courant permanent et sans violence, une eau bien carbonisée.**

x

* 2.6.2., et fig. IX.

** identique à la fontaine Rigal.

b-En ELEVAGE... - Plusieurs d'entre eux, poursuivis à une température voisine de 10° - chiffre compatible avec des taux relativement élevés de bicarbonate ferreux dissous - nous ont montré, comme nous l'avons signalé déjà, des différences de COLORATION pour P. felina suivant la teneur de l'eau en fer : teinte brun-roux tirant sur le noir en milieu enrichi, beige très clair en milieu pauvre.

Le même contraste s'observe dans la nature : P. felina noirâtres de l'Hort de Dieu (Aigoual), du Vialaïs (Caroux - Espinouze) et d'autres ruisseaux froids issus du paléozoïque schisteux ou métamorphisé ; Planaires d'un roux très pâle au contraire dans les eaux calcaires et plus chaudes, non ferreuses, du Verdus, de la Buèges, d'autres résurgences karstiques...

- Rappelons enfin l'expérience 12.12.62^{*}, déjà longuement citée. Compte tenu des réserves faites à son sujet à cause d'une origine quelque peu dissemblable des Planaires des divers élevages, il y fut constaté pour P. felina, en milieu enrichi en fer :

- 1/ une coloration plus foncée,
- 2/ une croissance et une maturation sexuelle bien plus rapide et achevée que dans les eaux pauvres, carboniques, et surtout décarbonisée (cela du moins aux basses températures permettant le maintien du fer en solution).

La nourriture à base de gammares de sources calcaires, identique dans les trois élevages parallèles, ne pouvait être considérée comme absolument carencée ; seul le supplément de fer cependant pouvait expliquer la différenciation favorable constatée.^{**}

* 3.3.2. et Annexe XIV.

** supposée non responsable l'origine particulière des Planaires...

Impossible certes de préciser comment ce métal fut consommé et absorbé : à l'état ferreux, dissous, à l'occasion des prises alimentaires ? ou encore sous sa forme d'hydroxyde suroxydé et floculé, et emmêlé à la chair des gammares éventrés ? La première de ces deux hypothèses semble la plus digne de considération par analogie avec ce que l'on sait des thérapeutiques martiales : que le fer minéral soluble donné per os a vertu curative dans les anémies ferriprives du mammifère, et s'assimile plus aisément que sa forme oxydée et insoluble, ou une quelconque combinaison organique.*

*

AU TOTAL...

- Une série de coïncidences,

les unes spontanées et d'autres provoquées, chacune entachée de quelque doute, "parasitée" par un tiers facteur : ici la température ou le CO₂ dissous, un jeûne préalable ailleurs, l'Inconnu (?)... lequel n'est pas sans nuire à la démonstration.

- Coïncidences : de qui avec quoi ?

Planaires d'une part, certaines espèces : ordonnées, certains aspects somatiques ou reproducteurs : étagés et plus ou moins parfaits aux yeux du biologiste... - peut-être avons-nous ici cependant amalgamé de façon abusive ce qui ne devrait l'être ? -

D'autre part teneurs en fer (en O. E.) : descrescendo. Involutions parallèles des uns et des autres...

* 2.3.3., et Goudot-Bertrand...

- Pourquoi donc ces coïncidences obstinées ?

Le hasard est exclu mais non la température : ne faut-il voir alors dans la dégradation progressive de l'apport en O. E. qu'un simple épiphénomène du gradient thermique ascendant ? Nous avons vu que non : l'hypogée aussi intervient, et le G. C. ... - N'y faut-il voir encore qu'un caractère connexe et sans conséquences ? Une part au moins de nécessité paraît bien s'en mêler (implantation), une certaine influence se fait jour (coloration ou développement différenciés).

- Présomption donc de relation :

cet apport catalytique alimentaire interviendrait (de l'eau au végétal, du végétal à la Planaire, sans qu'un "court-circuit" soit en rien exclu), sa dégradation ne serait pas indifférente à la distribution : exclusion d'une espèce, "diminution" d'une autre... Mais présomption seulement, car la démonstration comporte trop d'insuffisances pour emporter la conviction.

- Toutefois, cette relation serait-elle parfaitement établie : la dépendance des Planaires (dans certaines circonstances) vis-à-vis de l'apport alimentaire en O. E., que nous ne pourrions pas affirmer pour autant l'existence d'un conditionnement indirect par le G. C.

Si les O. E. interviennent en effet, leurs taux hydrochimiques résultent dans les microbiotopes plus que du G. C. lui-même du "contexte" qui l'informe (température et précipitations, nature physico-chimique des sols lessivés)... nécessitent encore pour être assimilés par la microflore un substrat favorable et la médiation du courant, de la lumière... requièrent enfin pour être consommés par

les vers l'assistance d'une température, d'un courant, d'une oxygénation, d'une carbonisation... adéquats... etc. Bref, dans ce concours de circonstances, que peut-il bien à la fin subsister d'effectif et d'efficient qui relève indirectement du G. C. sensu stricto ? L'influence potentielle pressentie de ce dernier, amenuisée à chaque médiation, diluée, exténuée, jugulée ou circonvenue par d'autres influences plus puissantes, s'épuise avant que de s'être exprimée ; et tout au plus peut-on parler d'action concomitante, de CONNIVENCE.*

Et l'on conclut avec le poète :

"Une montagne en mal d'enfant
jetait une clameur si haute...
... elle accoucha d'une souris".**
... ou "Beaucoup de bruit pour rien".

*

* *

En définitive, nous RESUMERONS et CONCLURONS ainsi le problème de l'action INDIRECTE du G. C. sur les Planaires...

- 1 - Les bases paraissaient acquises d'un tel conditionnement écologique par l'intermédiaire de la nourriture, car...
- l'alimentation des Planaires repose pour l'essentiel sur les végétaux : la microflore benthique,
- et cette microflore dans sa distribution et son développement est subordonnée au G. C. de la façon la plus étroite.

. les gradients carboniques des eaux courantes impliquent en effet une variation considérable des taux dissous (directement assimilables) de CO₂ et d'oligo-éléments métalliques (fer).

* "complicité, entente secrète (Petit Larousse).

** La Fontaine, Fables, Lib. V.

- . Cette variation des deux catégories fondamentales d'apports nutritifs, organiques et catalytiques, se répercute sur la flore qui les utilise ; la microflore benthique en particulier (algues et bryophytes), dépourvue de racines et d'organes aériens, en dépend totalement : seules les riches eaux d'amont lui permettent de s'implanter et de croître, les eaux d'aval se révélant au contraire défavorables, pour ne dispenser ces aliments que de façon parcimonieuse ou sous des formes inassimilables pour elle (HCO_3^- et Fe^{+++}).
- . à leur tour, les différentes Planaires s'alimentent avant tout de cette microflore benthique ; le carnivorisme, impraticable ou peu goûté des plus jeunes, restant aléatoire pour les adultes, chasseurs assez mal armés.

*

- 2 - ... mais la prise en considération de toutes les données du problème et la discussion ont abouti à démontrer contre l'évidence première la ténuité pour ne pas dire l'absence d'un tel conditionnement indirect dans les conditions naturelles, en effet...

- les Planaires toujours implantées autour d'eaux naissantes disposent ainsi toujours de nourriture à satiété. L'action directe du G. C. lui interdit l'exercice d'une influence indirecte.
- l'apport alimentaire catalytique (O. E.), moins bien garanti par le G. C. dans la succession des microbiotopes, doit en se dégradant progressivement influencer la biologie des Planaires et leur distribution ; mais en réalité cette dégradation résulte moins du G. C. proprement dit que de son "contexte" naturel.

- . qu'elles soient d'amont ou d'aval, les Planaires s'assemblent par l'action directe du G. C. autour des émergences, lieux d'élection par leur richesse pour la faune autant que pour la flore.
- . une nourriture à discrétion (quantité) leur est de la sorte assurée; aucune possibilité de famine là où on la pouvait redouter : en aval. L'influence directe du G. C. sur les Planaires refuse donc à son influence indirecte "potentielle" le droit de s'exprimer.
- . les eaux naissantes pourtant ne suffisent pas à garantir toujours la qualité de la nourriture : des teneurs élevées en oligo-éléments indispensables.* Interviennent aussi dans ce cas les conditions climatiques et la nature physico-chimique des sols lessivés par les eaux hypogées, de telle sorte que l'on assiste à une dégradation progressive de cette qualité dans la succession des micro-biotopes échelonnés.
- . encore qu'imparfaitement démontrée, une relation très vraisemblable semble exister entre cette dégradation des apports alimentaires catalytiques et la succession des espèces, de certains aspects somatiques ou modes de reproduction...
- . même si cependant la certitude était entière d'une telle relation, effective l'existence dans les eaux courantes d'états relevant d'une carence oligo-élémentaire ou de mutants préadaptés à une nourriture déficiente de ce point de vue, un conditionnement indirect par le G. C. (sensu stricto) resterait exclu, car ces carences relèveraient en dernière analyse de facteurs adjuvants au G. C., extérieurs ou préalables.

*

* Fe, Mn, Co, Cu... mais aussi l'ion PO_4 , etc...

- 3 - Bref, contre toute attente après l'évidence première, une conclusion NEGATIVE : pour les Planaires, nulle influence écologique du G. C. (dans son acception étroite) par les voies indirectes de leur alimentation ; son action directe sur elles a fait avorter le "possible" (famine en aval), et "l'apparent" - en supposant qu'il soit fondé - ne peut résulter que d'interventions étrangères à l'appauvrissement carbonique des eaux (malnutritions O. E. en amont).

Faisons le départ toutefois entre l'action et son expression ^{*} écologique : si la seconde se voit exclue, la première reste indubitable. Action occulte, appoint certain pour renforcer ici le pouvoir direct du G. C., étayer là (ou contredire) celui de la température sur la dispensation des oligo-éléments..., chaque fois donc participer en subalterne au "leader ship" de quelque grand facteur ; nous avons traduit par CONNIVENCE cette idée de complicité seconde et secrète, le terme en soi ne préjuge d'un crime non plus que d'une bonne oeuvre, on aurait tort d'en inférer autrement.

^

*

*

* Pour avoir dit seconde en écologie l'influence de l'oxygène, aurions-nous déclaré par là son apport inutile ? Biologie et écologie ne s'identifient pas. La misère ne fait pas les révolutions, ni les migrations de peuples, ni les guerres ; on ne la saurait considérer pourtant sans action.

C O D A *

=====

- * ... "semblable à filet qu'on jette en mer et qui ramène toute sorte de choses. Quand il est plein, les pêcheurs le tirent sur le rivage, puis ils s'asseyent, recueillent dans des paniers ce qu'il y a de bon, et rejettent ce qui ne vaut rien". (Ev. de Matthieu - XIII, 47-48).

Comment au terme de ce travail rassembler tant de notions, diverses sans être disparates, et en rappeler l'essentiel ?

Le chercheur de champignons ne vide-t-il pas d'abord son panier sur la table, nommant à son tour chacun qui jalonnait le chemin : le cèpe sous les châtaigniers dans la litière d'automne, l'orange à l'entrée de la combe... Nous aussi évoquerons l'itinéraire suivi et ses rencontres, trouvailles et paysages...

Le meilleur ensuite, et le moins bon, se peuvent trier pour maintenant et pour jamais : cela pour mettre à sécher, ceci à garder pour souper, et ces trois là pour le grand-père... un tas encore, un autre tas... Bilan d'une récolte...

Enfin s'asseoir, et les questions qui trottent par la tête : pourquoi ceci, comment cela, suppositions, regrets, projets, le chêne où l'on n'est pas allé, le talus trop gorgé de pluie, peut-être deux jours de chaleur, peut-être là... peut-être si... Dernière étape jamais achevée...

Bref : inventaire, bilan, hypothèses...

I N V E N T A I R E

A l'origine un constat : la double variation dans un ruisseau depuis sa source de la biologie, faune et flore, et de l'hydrochimie, dont témoignait l'aspect des roches et du lit.

Sans doute était-il bien admis qu'un cours d'eau présente une zonalité climatérique, dont il s'ensuit que... mais, ignorance ou vocation aidant, l'explication la plus classique ne fut pas prise dans l'instant en considération.

Refuser d'entendre force à s'interroger : variation d'acidité carbonique dans les eaux courantes serait-elle de quelque influence sur les Planaires qui les hantent ?

*

Ce problème posé ne pouvait cependant pas être résolu dans l'ignorance : sans connaître les conditions de vie réelles de ces Helminthes, ou au mépris des principaux facteurs écologiques dénombrés et reconnus pour cerner leur existence.

D'où un survol de la DISTRIBUTION régionale des Planaires, dans l'espace et dans le temps ; après beaucoup d'autres, nous en déduisons l'importance primordiale du climat pour cette faune. De là, on en viendra à s'interroger sur la façon d'agir du facteur TEMPERATURE : c'est son niveau (moyen) durant la belle saison qui pour la biologie comme pour l'implantation tiendrait le rôle capital, alors que ses variations jouent les "utilités", n'offrent qu'un intérêt second comme par exemple celui de fixer un cadre à l'action : des limites. A proscrire donc la terminologie sténo-eurythermique, puisqu'il n'est en

définitive que des espèces plus ou moins thermophiles, chacune confinée à son étage entre des températures plafond et plancher ("freinage au Nord, mais blocage au Midi").

Réflexion encore sur le facteur COURANT - non des moindres lui non plus - On reconsidèrera ensuite en écologiste avant que en chimiste la question majeure de l'oxygénation des Planaires... pour conclure à l'intérêt écologique très mineur des "concentrations" en OXYGENE dissous.

Prolégomènes superflus que tout cela ? Que non pas : scène et décor sont maintenant prêts pour l'action.

*

Pleins feux donc sur le problème proprement dit... non sans la mise au point préalable d'une technique de DOSAGE du CO_2 libre, adaptée à l'écologie c'est-à-dire précise car les taux sont faibles, et rapide car ils sont fantasques.

Bibliographie, expérimentation, analyse surtout, observations, vont alors dégager le concept - très général - de GRADIENT CARBONIQUE hydro-pédologique des eaux courantes ; celui-ci conséquence de l'aération après émergence des eaux hypogées riches en CO_2 . Le même regard synthétique embrasse là, sans les dissocier de ce CO_2 dissous, diverses substances-compagnes : bases alcalino-terreuses, colloïdes alumino-silicatés, oligo-éléments métalliques...

L'étude approfondie ensuite dans plusieurs cours d'eau de tels gradients carboniques nous initie à une dynamique, nous apprend à lire une évolution au travers de signes divers (botaniques, pédochimiques...) immédiatement accessibles à l'observateur ; mais son application

à l'ECOLOGIE nous apparaîtra de prime abord décevante : trop de variations se superposent au long d'un cours d'eau : température, courant, O₂ même... pour qu'il soit possible de conclure à une quelconque influence du G. C. sur les Planaires ; la température chaque fois s'affirme maîtresse exigeante, hostile au moindre partage.

L'extrapolation pourtant à partir des notions acquises, ou plutôt leur généralisation, aboutira alors à concevoir, à déceler dans le "champ clos" d'une rivière d'innombrables microgradients carboniques. Suivent trois observations "troublantes" (et quelques autres) témoignant en faveur de l'amont de tels micro G. C. : attraction et bénéfice pour les Planaires ? Il se pourrait. Qui donc nous convaincra de l'intérêt d'un tel retour aux sources ?

*

A son heure, l'EXPERIMENTATION enfin : pour isoler de l'action des autres facteurs l'influence propre du G. C. sur les Planaires (diagnose différentielle), pour confirmer les suggestions de l'observation et préciser en quoi consiste exactement cette influence (diagnose positive). Elle s'efforcera évidemment de tenir le plus grand compte, dans sa réalisation et dans la discussion des résultats, de nos prolégomènes (justifiés !).

... Action directe de l'hydrochimie avant tout : l'amont (c'est-à-dire les eaux naissantes par rapport aux eaux aérées), l'amont attire : TROPISME - l'amont stimule : ACTIVITE sensitivo-motrice et METABOLISME - l'amont protège : SURVIVANCE (en hiver surtout) - l'amont DEVELOPPE enfin : l'embryon, la stature, l'appareil génital... Aqua vitae, jaillie du sein de notre mère la Terre.

(Mais bien l'amont du G. C. : non point le CO₂ libre qui disjoint de son "contexte colloïdal" naturel fait montre d'un esprit^{*} pervers).

... Action indirecte de l'hydrochimie accessoirement : par le biais de l'alimentation. Il était bien trop évident que l'amont favorise, rend la plus abondante et riche en oligo-éléments biologiquement indispensables la microflore que consomment les Planaires (par nécessité sinon par goût). Cette relation indirecte pourtant indiscutable entre G. C. et faune reste sans conséquences écologiques : le jeu des Puissances la masque, les grands facteurs écologiques déterminants, elle ne peut que s'associer, obscure et sans gloire, à leur action : CONNIVENCE.

*

B I L A N

Vidés les champignons sur la table, le tri commence : pour la poêlée ces bolets, avec la petite oronge que voilà et les chante-relles... A l'écologiste aussi de reconnaître, d'individualiser de tels ensembles.

L'essentiel pourrait tenir en un "trptyque", volet central pour les Planaires, recouvert ou exposé : conditionné par les deux autres en vis-à-vis, où s'inscriraient les facteurs écologiques anciennement reconnus ou nouveau venu.

* animus.

- 1) sur le premier des volets couvrants :
les facteurs hydrologiques classiques.

Puisqu'à eux-seuls ils n'expliquent pas tout, ils devront bien s'accomoder de l'entrée en lice d'un nouveau concurrent, le G.C., qui les flanque en regard.

Confirmée dans ses prérogatives majeures, la TEMPERATURE :
... qui limitante à l'extérieur (des biotopes) préside à la distribution à grande échelle, dans l'espace et dans le temps, par suite des besoins spécifiques et différents de chacune des espèces : (inadéquats, les termes et les notions de sténo-eurythermie).
... qui stimulante à l'intérieur conditionne l'intensité de toute activité vitale (à l'instar de la thyroïde du mammifère !).

Autre "Père fondateur" de l'habitat des Planaires : le COURANT, qui leur tient lieu d'appareil respiratoire. Mais nulle mention de l'oxygène dissous dont le talent pratique a été mis en doute.

Bref : chaleur et mouvement (dont la thermodynamique enseigne l'équivalence : J), énergies déterminantes pour l'écologie des Planaires. Unité donc de ce premier volet, qui résume l'Hydrophysique, après avoir réduit à elle l'essentiel des facteurs classiques.

- 2) sur le second volet couvrant :
le(s) gradient(s) carbonique(s) d'aération des eaux courantes.

A leur origine les eaux hypogées, véritable "sang" de la terre, véhiculant sels dissous, macro molécules, ions diffusibles ou

échangeables, et bien sûr le CO_2 "libre" : déchet respiratoire devenu pierre angulaire et chef de bande après avoir entraîné dans son sillage toute une clientèle, pour un temps détournée de son inertie géologique...

Dès l'émergence, la dissension s'installe et le divorce progresse entre un CO_2 épris de liberté et d'espace, et de lourds satellites égarés à leur corps défendant, mais trop anxieux de retrouver la stabilité perdue - Ubiquité, pérennité : universalité du processus.

Donc, une variation hydrochimique complexe et stéréotypée, le G. C., où l'on voit l'eau nourricière perdre pour l'hydrobionte l'essentiel de ses "attraits", subjectifs et objectifs. Car le géologue, homme du minéral, peut bien réduire le G. C. à n'être que simple translation de roches, de l'hypogée jusqu'au lit des rivières ; pour le biologiste, homme de la vie - et pour la Planaire aussi - l'intérêt réside ailleurs, moins dans cette "migration du solide" que dans la "variation du dissous" qu'elle implique, c'est-à-dire encore d'un apport organique et minéral directement diffusible ou assimilable.

Certes le G. C. ne résume pas toute l'hydrochimie, non plus que température et courant ne figuraient à eux deux tous les facteurs écologiques classiques ; nous croyons du moins qu'en matière d'écologie des Planaires les uns et les autres constituent le fondamental, les conditions premières ; libre à eux par conséquent dans cette esquisse des facteurs écologiques d'envahir notre champ visuel. L'oeil sépare mieux ombres et lumières, le flou est fait de demi-teintes.

- 3) au panneau central enfin en vis-à-vis :
les Planaires conditionnées par l'hydrophysique et
l'hydrochimie.

A n'envisager que la seconde de ces relations - première dans cet exposé : novissima verba - le G. C. s'affirme maître d'oeuvre au même titre que la Température et le Courant (avec lesquels d'ailleurs il se conjugue étroitement). Bien qu'il leur doive céder le pas d'ordinaire, il ne leur est pas asservi au point d'en perdre toute autonomie.

Authentique facteur écologique : les eaux hypogées naissantes attirent les Planaires (et non elles seules à coup sûr), favorisent globalement activité, métabolisme, survie et vie (naissance, croissance, maturité, fécondité...), favorisent encore la meilleure chère et la plus abondante... Et les eaux d'aval leur sont repoussoir, eaux épigées, aérées, moribondes, ayant perdu dans l'air du temps toute saveur : l'envers même du décor.

Avec évidence l'expression suit l'action, l'écologie manifeste ces différences : microdistribution démographique (car c'est pour les espèces affaire de température avant tout), foyers exemplaires de fécondité sur des suintements du sol, colonisation aux "marches" du biotope thermique, niches de survie, etc...
*

*

* "Que faisiez-vous aux temps (froids) ?".

H Y P O T H E S E S

Restent enfin les questions demeurées sans réponse, perspectives entrevues en cours de route, chemins pressentis qui peut-être mènent... ailleurs qu'à Rome (?). Nous nous bornerons à évoquer ici les hypothèses envisagées sur le ou les MECANISMES d'action : Comment intervient le G. C. ? Lesquels de ses constituants, et par quels processus intimes ?

Car avec évidence plusieurs agissent, et sans doute à plusieurs niveaux, sans se contredire, se conjuguant peut-être, se complétant à coup sûr.

Premier en droit dans le G. C. sinon en pouvoir, élément fondamental et constant, le CO_2 dissous n'élimine pourtant aucun autre : ainsi aux colloïdes nous avons attribué le rôle de contenir ses excès (3.3.3.) ; les bicarbonates, tampons fidèles et puissances osmotiques, ne nous sont pas apparus indifférents dans le tropisme (3.2.1.) ; quant aux oligo-éléments leur destin a été rappelé d'oligo-aliments, futurs biocatalyseurs (3.4.3.).

*

Mais "A tout seigneur, tout honneur". Le CO_2 dissous a été soupçonné d'abord d'agir par excitation directe, neurotrope, des terminaisons nerveuses tégumentaires (du plexus pariétal ?).

Rien n'interdit telle hypothèse. Les exemples abondent dans le règne animal de semblable chimio-sensibilité : ainsi celle chez les vertébrés du centre respiratoire bulbaire du 4ème ventricule, du glomus carotidien et des nerfs de Hering, de Cyon..., voir celle encore

de la muqueuse gastrique réagissant à l'ingestion de bicarbonates (décomposés par HCl) ou de boissons gazeuses, etc... La constatation d'effets toxiques : anesthésiques, avec des doses plus élevées de CO₂ (sans "duègne" colloïdale), allait dans le sens de cette façon de voir : en matière d'anesthésie - réanimation humaine, on sait combien peu sépare "le mieux du mal - la vie de la mort - dans le rebreathing ou la carbogénothérapie". A coup sûr, cette fraction du CO₂ total des eaux naturelles, capable de diffuser ex tempore et d'avoir ainsi sur la physiologie de l'Helminthe des effets heureux avant que malheureux, doit se trouver bien plus faible qu'il n'apparaît au chimiste.

*

Un second mécanisme cependant a pu encore être envisagé, qui admettait un retentissement sur l'équilibre intérieur acido-basique de la Planaire.

Car qui franchit le seuil passe la porte, et de cela d'ailleurs nul besoin pour un CO₂ "passe-muraille", apte à traverser les membranes protéolipidiques ; on le peut imaginer de la sorte faisant irruption dans l'économie de la Planaire ou, du fait de la propre production de l'animal, l'envoyant ou l'inverse suivant que se hausse ou s'abaisse le barrage pariétal. Rien de plus logique qu'une telle "intériorisation" des pCO₂ extérieures pour un être vivant apparemment dépourvu d'appareil régulateur de ses échanges respiratoires.

Mais que ferait alors "l'intrus", ainsi dans la place ? Son action serait cytotrope, qui affecterait le métabolisme cellulaire. Nous avons vu ce métabolisme stimulé par la présence de CO₂, peut-être de la même façon que ce corps en aidant à la désorption de l'oxygène fixé sur l'hémoglobine favorise son utilisation tissulaire...

On peut aussi rappeler ici le point de vue du biochimiste pour qui le CO_2 figure moins un déchet (appréciation péjorative) qu'un métabolite élémentaire assimilable à la limite par des organismes hétérotrophes. Et sans même invoquer cette éventualité de synthèses à partir des "plaques tournantes" du métabolisme intermédiaire, quoi d'étonnant à ce qu'un taux élevé de CO_2 dans le milieu ambiant, répercuté à l'intérieur, puisse y freiner par simple effet d'action de Masse^{**} certains processus cataboliques de décarboxylation, favorisant ainsi l'anabolisme, autrement dit encore la croissance,^{***} la cicatrisation, la constitution de réserves (vitellogènes), peut-être certaines différenciations cellulaires (maturation germinale), etc... Tout cela avant que de bloquer "à mort" pour des taux par trop élevés les oxydations indispensables ; remarquons en effet que dans cette dernière hypothèse d'un mécanisme cytotope l'influence néfaste d'un CO_2 en excès s'explique aussi aisément que dans la supposition précédente d'une intervention neurotrope.

*

Cependant, notre distinguo entre ces deux mécanismes éventuels pourrait bien n'être pas fondé en réalité ? Y a-t-il vraiment lieu d'opposer un CO_2 excitant de contact - ce qui peu ou prou implique sa diffusion à l'intérieur des cellules nerveuses sensibles - et un CO_2 stimulant intra-somatique de l'anabolisme cellulaire ? La distinction n'est-elle pas à faire dans la réponse différente et spécifique que chaque tissu d'un organisme est habilité à donner, plutôt que dans une action diversifiée ou des propriétés différentes du même CO_2 .

* Polonovski, p. 449-450 et 545.- Waelsch (1965) - Laborit...

** Bénézech, p. 51...

** cf. le gigantisme animal et végétal aux ères primaire (et secondaire), quand abondait CO_2 ? ...

En définitive nous considérerions comme acquis que ce gaz, terme ultime de toute dégradation organique aérobie, partant émanation normale de toute cellule vivante qui lui est perméable en tous sens, voit ses taux intérieurs influencés par les teneurs ambiantes ; dont serait conditionnée à son tour la série mouvante d'équilibres chimiques par quoi s'exprime le métabolisme intermédiaire de chaque cellule, celle-ci manifestant alors à sa façon, dans son langage propre, cette perturbation de son économie, bien heureuse pour certaines doses, et maligne au contraire par l'excès comme par le défaut...

Ce qu'il FAUDRAIT démontrer...

*

L'usage veut que pour finir on cède la plume à un Maître : nous n'y faillirons pas. Que l'on nous pardonne toutefois de confier après Loomis le mot de la fin à Kluyver², deux mots plus précisément qui résument toute l'affaire - ce dont nul ne contestera l'opportunité - deux mots auxquels nous souscrivons sans réserve :

... "Alors que Plinius considérait (l'acide carbonique) comme "Spiritus letalis", la raison prévaut devant le caractère indispensable de ce gaz pour tout ce qui vit, tel qu'il a été mis en lumière, de l'appeler "Spiritus vitalis" : ESPRIT DE VIE.

Saint Guilhem-le-désert - 1959

Bobo-Dioulasso - 1967

*

*

*

* cité par Loomis (1959).

